Ueber die Entwicklung der Temperaturregulation bei verschiedenen Nesthockern

(Wellensittich, Neuntöter und Wendehals)

INAUGURAL-DISSERTATION

zur

Erlangung der philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der

Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät

der Universität Basel

von

Alfred Böni

aus Möhlin (Aargau)

1942

Buchdruckerei Fritz Marti, Bern

Ueber die Entwicklung der Temperaturregulation bei verschiedenen Nesthockern

(Wellensittich, Neuntöter und Wendehals)

INAUGURAL-DISSERTATION

zur

Erlangung der philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der

Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät

der Universität Basel

von

Alfred Böni

aus Möhlin (Aargau)

1942

Buchdruckerei Fritz Marti, Bern

Genehmigt von der Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät auf Antrag der

Herren Professoren Dr. A. Portmann und
Dr. E. Handschin.

Basel, den 11. Dezember 1941.

Prof. Dr. W. Kuhn,
Dekan.

Separatdruck aus dem
Schweizerischen Archiv für Ornithologie.
Band 2. Heft 1.

Ueber die Entwicklung der Temperaturregulation bei verschiedenen Nesthockern

(Wellensittich, Neuntöter und Wendehals)

von Alfred Böni, Basel.

Inhaltsverzeichnis

Seite

I. Einleitung 4

II. Material 4

III. Methode 6

1. Messinstrumente 6
2. Versuchsanordnung 6
3. Aussenbedingungen 7
4. Versuchsablauf 8

IV. Behandlung der Versuchsergebnisse 11

A. Entwicklung der Temperaturregulation beim Wellensittich . . 13

1. Körpertemperatur und Lufttemperatur 13
2. Körpertemperatur bei versch. konstanten Aussenbedingungen 21
   a) Körpertemperatur bei 22 ° Aussentemperatur 23
   b) Körpertemperatur bei 29,5 ° Aussentemperatur . . . 28
   c) Körpertemperatur bei 37 ° Aussentemperatur 29
3. Einfluss der Unruhe auf die Körpertemperatur 29
4. Einfluss der Körper- und der Aussentemperatur auf die Atemfrequenz 34
   a) Das Hacheln 34
   b) Atemfrequenz bei Normalatmung 36

B. Entwicklung der Temperaturregulation beim Neuntöter . . 38

1. Körpertemperatur und Lufttemperatur 39
2. Körpertemperatur bei versch. konstanten Aussenbedingungen 40

C. Entwicklung der Temperaturregulation beim Wendehals . . 41

1. Körpertemperatur und Lufttemperatur 41
2. Körpertemperatur bei versch. konstanten Aussenbedingungen 42

D. Beobachtungen zur Entwicklung der Temperaturregulation von Nestflüchtern beim Schlüpfen 43

V. Vergleichende Betrachtung der Entwicklung der Temperaturregulation 45

VI. Zum Problem der Faktoren der Homoiothermie 50

Zusammenfassung 55

Literatur 57

I. Einleitung.

Bisher sind nur sehr wenig eingehende Untersuchungen über die Entwicklung der Temperaturregulation bei Vögeln ausgeführt worden. Allgemein bekannt ist das Faktum, dass die Nesthocker nach dem Ausschlüpfen noch weitgehend poikilotherm sind, während die Entwicklung der Temperaturregulation bei den Nestflüchtern im Schlüpfmoment schon weit fortgeschritten ist (Edwards 1824, Pembrey 1895, Pembrey, Gordon und Warren 1895 und andere). Der Verlauf der Ausbildung der Wärmeregulation wurde jedoch nur bei ganz wenigen Vogelarten genauer verfolgt. Sehr sorgfältige und exakte Untersuchungen über die Entwicklung der Temperaturregulation auf Grund von genauen Messungen der Körpertemperaturen bei *Troglodytes a. aedon* wurden von Kendeigh und Baldwin ausgeführt (Kendeigh und Baldwin 1928, Baldwin und Kendeigh 1932). Die meisten der übrigen Arbeiten über dieses Thema beziehen sich in der Hauptsache auf Stoffwechseluntersuchungen, denen auch noch gelegentliche, selten eingehende Messungen der Körpertemperatur beigefügt wurden.

In dieser Arbeit soll versucht werden, einen Einblick in die Entwicklung der Temperaturregulation bei verschiedenen Nesthockern, sowie eine vergleichende Darstellung dieser Entwicklungsvorgänge zu geben. Die Untersuchungen bezogen sich hauptsächlich auf je einen Vertreter der *Psittaci,* der *Pici* und der *Passeres.* Der Umstand, dass die ganze Entwicklung der Wärmeregulation bei den Nesthockern in die Postembryonalperiode fällt, erleichtert die Temperaturmessungen am lebenden Objekt. Das Hauptgewicht wurde auf das Verhalten der Körpertemperatur unter kontrollierten Aussenbedingungen gelegt. Stoffwechseluntersuchungen dagegen gelangten keine zur Ausführung.

II. Material. [1])

Am eingehendsten wurde die Entwicklung der Temperaturregulation beim Wellensittich, *Melopsittacus undulatus (Shaw),* studiert. Die Wellensittiche haben als Versuchstiere den Vorteil, dass sie sich leicht in Käfigen im Laboratorium halten lassen und sich daselbst gut fortpflanzen. Ein weiterer Vorteil besteht darin, dass sich die Brutzeit nicht nur auf die warme Jahreszeit beschränkt, sondern dass fast das ganze Jahr hindurch

[1]) Bei der Materialbeschaffung waren mir die Herren E. Sutter und P. Brodmann behilflich, wofür ich ihnen grossen Dank schulde. Ganz besonders möchte ich auch Herrn Direktor Wendnagel Dank sagen für die entgegenkommende Ueberlassung von Wellensittichnestlingen aus dem Zoologischen Garten Basel. Ebenso bin ich Herrn P.-D. Dr. H. Hediger (Tierpark Dählhölzli, Bern) für die Uebersendung von Wachteleiern zu grossem Dank verpflichtet.

Bruten hochgezogen werden können. Für die vorliegenden Untersuchungen standen mir die Wellensittichbruten der Zoolog. Anstalt der Universität Basel zur Verfügung.

Weitere Temperaturmessungen wurden an Wendehalsnestlingen *(Jynx t. torquilla L.)* und an Nestlingen des Neuntöters *(Lanius c. collurio L.)* ausgeführt. Zum Studium der Entwicklung der Thermoregulation bei diesen beiden Vogelarten standen mir je 5 Nestlinge zur Verfügung. In den ersten Tagen nach dem Ausschlüpfen bis zu dem Zeitpunkt, da eine weitere Aufzucht der Jungen im Laboratorium leicht möglich war, wurde jeweils ein Junges aus dem Nest genommen und nach erfolgter Messung im Laboratorium wieder ins Nest zurückgebracht. In allen Fällen wurden die Nestlinge von den Eltern sofort wieder angenommen. Da mir für diese Untersuchungen nur wenige Junge zur Verfügung standen, war ich auf wiederholte Temperaturmessungen an den gleichen Vögeln angewiesen. Nach einer Messung wurde jedoch ein Nestling immer mindestens an den beiden folgenden Tagen in Ruhe gelassen, um eine Beeinflussung der Entwicklungsgeschwindigkeit durch die mehrere Stunden dauernden Messungen möglichst zu vermeiden.

Es erwies sich als notwendig, die Entwicklung der Wendehalsjungen ständig zu kontrollieren. Denn, wie aus der Arbeit von Sutter (1941) hervorgeht, kann die Entwicklungsgeschwindigkeit durch Schlechtwetterperioden stark gehemmt werden. Es zeigte sich, dass auch die Temperaturregulation dieser Entwicklungshemmung unterworfen ist. Es war deshalb nicht möglich, den Entwicklungszustand der Nestlinge einfach nach den Alterstagen zu bestimmen, wenn aus dem spärlichen Versuchsmaterial ein einigermassen einheitliches Bild der Entwicklung der Temperaturregulation gewonnen werden sollte. Zur Bestimmung des Entwicklungsalters verwendete ich die normalen Wachstumskurven von Sutter (1941), die durch Vergleich von mehreren Bruten gewonnen worden waren. Die Einführung des Entwicklungsalters anstelle des effektiven Alters führte zu einer frappanten Vereinheitlichung des Kurvenbildes der Entwicklung der Temperaturregulation. Bei den andern untersuchten Vogelarten waren Reduktionen des effektiven Alters nur ganz selten notwendig.

Zur Bestimmung des Alters von Wellensittichjungen, deren Schlüpfdatum nicht direkt ermittelt werden konnte, benützte ich noch unveröffentlichte Tabellen über die Entwicklung des Körpergewichts, der Kopflänge und der Unterschenkellänge, welche mir von Herrn M. Schwarz in verdankenswerter Weise zur Verfügung gestellt worden waren. Diese Tabellen leisteten mir ebenfalls grosse Dienste in der Kontrolle der Entwicklung der Nestlinge, sowie in der Untersuchung des Einflusses der wiederholten, längeren Temperaturmessung auf das Wachstum der Jungvögel. Zur Orientie-

rung über die Altersbezeichnung sei noch bemerkt, dass ich den Schlüpftag als den ersten Lebenstag bezeichne.

Im Hinblick auf den später erfolgenden Vergleich zwischen den drei untersuchten Vogelarten, seien hier noch deren Brut- und Nestzeiten angeführt.

	Brutzeit	Nestzeit	Autor
Melopsittacus undul.	18	32—44	Schwarz (unveröffentlicht)
Lanius collurio	14—15	12—15	Niethammer (1937)
Jynx torquilla	13	21	Bussmann (1941)

Neben den Temperaturmessungen an den drei schon erwähnten Vogelarten sollen in dieser Arbeit auch noch zwei Messungen an jungen Wachteln, *Coturnix c. coturnix L.*, diskutiert werden.

III. Methode.

1. Messinstrumente.

Die Temperaturmessungen bei Nestlingen wurden ausschliesslich mit Thermoelementen ausgeführt. Als elektrisches Messinstrument verwendete ich ein Cambridge Spot Galvanometer mit Lichtzeigerablesung. Das Galvanometer ermöglichte die Feststellung von Temperaturänderungen bis zu 0,02 °.

Die Thermometer, die zur Eichung der Thermoelemente dienten, trugen eine Zehntelgradeinteilung und waren mit einem Normalthermometer verglichen und entsprechend korrigiert worden.

Zur Herstellung der Thermoelemente wurden isolierte Kupfer- und Konstantandrähte von 0,3 mm Durchmesser verwendet. Die temperaturempfindlichen Kontaktstellen zwischen Kupfer und Konstantan wurden durch Zusammenschmelzen der blanken Drahtenden hergestellt und nachher mit einer wasserfesten Isolationsmasse überstrichen. Zur Isolation gebrauchte ich zuerst Zaponlack, eine Lösung von Kollodiumwolle in Amylacetat und Aceton, und später einen speziellen wasserfesten Korrosionslack der Isolawerke Breitenbach.

2. Versuchsanordnung.

Zur Ermittlung der Körpertemperatur erachtete ich die Methode der Kloakal-Rektalmessung als die günstigste. Das Einschieben des Thermoelementes durch den Schlund zur Ermittlung der Körpertemperatur in der Gegend des Proventriculus nach der von Kendeigh und Baldwin (1928) beschriebenen Methode stiess beim Wellensittich auf grosse Schwierigkeiten. Aus diesem Grunde wurde bei allen untersuchten Vögeln die einheitliche Methode der Kloakal-Rektalmessung angewandt.

Die zweite Kontaktstelle des Thermoelementes zwischen Kupfer und Konstanten war am Bulbus eines geprüften Thermometers mit

Zehntelgradskala befestigt. Sie befand sich in einem Dewargefäss mit Wasser, dessen Temperatur mit dem Thermometer ständig kontrolliert wurde.

Durch Kontrollversuche konnte ich feststellen, dass die Temperatur der Kontaktstelle im Rectum erniedrigt werden kann, wenn die Stecktiefe derselben geringer als 1 cm ist, weil in diesem Falle die durch die Thermoelementdrähte erfolgende Wärmeableitung die Temperatur der Lötstelle zu beeinflussen vermag. Ich verwendete daher Stecktiefen von weniger als 1 cm nur bei sehr jungen Nestlingen, bei denen es infolge der geringen Körpergrösse nicht möglich war, das Thermoelement tiefer einzuführen. Der Fehler kann bei diesen jungen Nestlingen vom 1. bis 4. Tag nur sehr gering sein, da der Unterschied zwischen Körper- und Lufttemperatur nur wenige Grade beträgt, und somit kaum nennenswerte Ableitungsverluste auftreten können.

Um die Stecktiefe des Thermoelementes während einer Messung konstant halten zu können, musste ich versuchen, das Thermoelement am Vogel zu befestigen. Dies gelang, indem ich ein dünnes Gummiband bei der gewünschten Stecktiefe am Thermoelement befestigte, die Enden zu beiden Seiten zwischen Bauch und Unterschenkel nach vorn und über dem Nacken zusammenführte.

Zum Messen der Rektaltemperatur wurden die Nestlinge in niedrigen Kartonschachteln auf Watte gesetzt. Ueber den Rücken des Vogels legte ich ein weitmaschiges Netz, um ein Entschlüpfen zu verhindern. Der Kopf jedoch war im allgemeinen frei beweglich. Rücken- und Seitenflächen des Körpers standen dauernd in ungehindertem Kontakt mit der Aussenluft, die Bauchfläche war in Berührung mit der Watte. Die äussere wärmeabgebende Oberfläche blieb bei dieser Versuchsanordnung während einer Messung annähernd die gleiche, konnte höchstens durch sehr starke Unruhe des Versuchstieres etwas beeinträchtigt werden.

Das über den Rücken gelegte Netz unterband die Bewegungsmöglichkeiten der Beine, des Kopfes und der noch unbefiederten Flügel keineswegs. Bei grosser Unruhe des Versuchsvogels schränkte ich oft durch Ueberlegen eines zweiten Netzes die Bewegungsmöglichkeit des Kopfes ein und bewirkte dadurch in den meisten Fällen eine allgemeine Beruhigung des Vogels. Diese Beruhigungsversuche waren mir besonders wichtig beim Studium des Einflusses der Unruhe auf die Körpertemperatur. Auch nach dem Entfernen des Netzes über dem Kopf blieben im allgemeinen die Nestlinge ruhig sitzen.

3. *Aussenbedingungen.*

Zur Veränderung der Aussentemperatur diente ein kleiner Thermostat von ca. 27 cdm Inhalt, der oben durch Glasplatten

abgeschlossen war [1]). Glasfenster in der Türe erlaubten ein ständiges Beobachten der Versuchstiere. Die Heizkraft der elektrischen Heizung des Thermostaten konnte durch einen Schiebewiderstand verändert werden, so dass es möglich war, zwischen 20 ° und 40 ° jede beliebige Temperatur einzustellen und auf wenige Zehntelgrade konstant zu halten. Die Messung der Lufttemperatur erfolgte auf der Höhe des Vogels, 3 bis 6 cm von diesem entfernt, mit einem Quecksilberthermometer.

Die relative Luftfeuchtigkeit im Thermostaten schwankte im Extrem zwischen 70% und 90%. Sie wurde nicht bei jeder Messung kontrolliert. Zwei Gefässe mit Wasser garantierten eine gewisse Konstanz der Luftfeuchtigkeit.

Der Einfluss des Lichtes auf die Nestlinge konnte nicht eliminiert werden, da ich das Verhalten der Vögel ständig kontrollieren wollte, um dessen Einfluss auf die Temperaturregulation zu ermitteln. Die Versuchstiere wurden jedoch nie dem direkten Licht der Beleuchtungslampen ausgesetzt. Die Beleuchtungsstärke während eines Versuches war annähernd konstant.

4. Versuchsablauf.

Zur Ermittlung der Entwicklung der Temperaturregulation beim Wellensittich verwendete ich folgende Versuchsmethode. Ich brachte das Versuchstier mit eingesetztem Thermoelement in den Thermostaten und wartete, bis die Körpertemperatur das der Thermostatentemperatur entsprechende Temperaturniveau erreicht hatte. Die obere Grenze der angewandten Thermostatentemperaturen lag bei 37 °, seltener bei 38 °. Nach einer Abkühlung des Thermostaten um einige Grade stellte ich wieder ein neues Niveau der Thermostatentemperatur ein und liess die Körpertemperatur des Nestlings sich angleichen. Die Darstellung der Einzelmessungen in den Figuren 2—7 und 10—11 zeigen den genauen Ablauf der Versuche und werden im weiteren Text, wo es nötig ist, noch näher besprochen werden.

Das stufenweise Verändern der Thermostatentemperatur ermöglichte ein Verfolgen des Verhaltens der Körpertemperatur bei verschiedenen Aussenbedingungen in der Temperaturzone zwischen 37 ° und 20 ° (Fig. 8).

Die Versuchsdauer für eine Messung betrug 4 bis 7 Stunden. Fast alle Messungen wurden während des Tages ausgeführt, im allgemeinen zwischen 7 und 18 Uhr. In seltenen Fällen dehnte ich die Versuche bis in die ersten Nachtstunden aus. Zur Ermittlung

[1]) Für die entgegenkommende Ueberlassung von Brutschranktemperaturreglern zu stark reduzierten Preisen möchte ich der Firma Fr. Sauter AG. in Basel meinen besten Dank aussprechen.

von Mittelwerten wurden die Ergebnisse aller Abkühlungsversuche einer Altersstufe verwendet, ohne Rücksichtnahme auf die Tageszeit der Messungen.

Diesen Untersuchungen über die Entwicklung der Temperaturregulation beim Wellensittich liegen im ganzen 137 Messungen an 36 Nestlingen und 8 adulten Vögeln zugrunde. Im allgemeinen wurden mit demselben Nestling mehrere Messungen ausgeführt, aber immer nur nach Intervallen von mindestens 3 Tagen, um so eine normale Entwicklung der Jungvögel zu ermöglichen. Es zeigte sich, dass bei dieser Massnahme die Entwicklungsgeschwindigkeit durch die wiederholten Messungen nicht oder nur ganz gering beeinflusst wurde.

Um eine Verkürzung der Versuchsdauer zu erwirken, wurde für die Untersuchungen an Wendehals und Neuntöter der Versuchsablauf etwas verändert. Beim Transport der Jungen vom Nest ins Laboratorium hatten sich diese meistens ziemlich stark abgekühlt. Ich begann daher die Messungen bei 20° bis 22° Aussentemperatur, um keine Zeit zu verlieren mit der Anpassung der Körpertemperatur an eine hohe Thermostatentemperatur. Durch stufenweises Aufheizen des Thermostaten verfolgte ich dann die Abhängigkeit der Temperatur der Nestlinge von derjenigen der Umgebung. Kontrollversuche an Wellensittichnestlingen ergaben, dass sowohl bei stufenweisem Aufheizen wie bei stufenweisem Abkühlen des Thermostaten in der Abhängigkeit der Körpertemperatur von der Aussentemperatur kein Unterschied festgestellt werden konnte.

Eine weitere Aenderung in der Untersuchungsmethode bei Wendehals und Neuntöter gegenüber dem Wellensittich bestand in der Verabreichung von Futter. Während die Wellensittichjungen im Verlaufe eines Versuchs keinerlei Nahrung erhielten, wurden die Messungen an Neuntöter- und Wendehalsnestlingen meistens durch Fütterungen unterbrochen. Durch einen kurzen Vergleich der Fütterungsweisen der Elterntiere bei den verschiedenen hier untersuchten Vogelarten lassen sich diese Unterschiede im Versuchsablauf begründen.

Während des Tages erhalten bekanntlich die meisten Nestlinge der insektenfressenden Passerinen und Pici in kurzen Zeitabständen immer wieder Futter. Durch das Sperren veranlassen die Passerinenjungen die Alten zum ständigen Füttern. Das Sperren ist für die Neuntöter- und vielleicht auch für die Wendehalsnestlinge (Sutter 1941) ein unbedingt notwendiges Reizmittel, um den Fütterungstrieb der Alten wach zu halten. Es ist somit nicht verwunderlich, dass die Erregbarkeit der Jungen, die sich vor allem in einer vermehrten Sperrlust äusserte, im Verlaufe der mehrere Stunden dauernden Temperaturmessungen immer mehr zunahm, wenn die Nestlinge kein Futter erhielten. Schon leichte Erschüt-

terungen und Geräusche wurden mit Sperren und andern lebhaften Bewegungen beantwortet. Da jedoch das unruhige Verhalten der Nestlinge die Einstellung des normalen, einer bestimmten Lufttemperatur entsprechenden Niveaus der Körpertemperatur verhindert, wirkte sich diese vermehrte Aktivität auf den Verlauf der Messungen äusserst störend aus. Um die Erregbarkeit der Nestlinge zu vermindern, wurden deshalb die Messungen an Neuntöter- und Wendehalsnestlingen durch Fütterungen unterbrochen.

Ganz anders verhält es sich dagegen mit der Fütterungsart beim Wellensittich. Die Wellensittichjungen sind nicht auf eine solch intensive und häufige Nahrungsaufnahme eingestellt wie die Neuntöter- und Wendehalsnestlinge. Sie werden im Tag nur wenige Male gefüttert. Der Kropf der Nestlinge wird bei jeder Fütterung prall gefüllt, und von diesem Futtervorrat zehren die Nestlinge mehrere Stunden. Der Füllungszustand des Kropfes war zu Beginn der Versuche sehr unterschiedlich. Wenn möglich verwendete ich für die Temperaturmessungen Junge mit gefülltem Kropf, um eine Veränderung der Temperaturregulationsfähigkeit infolge Nahrungsmangel auszuschliessen. Da jedoch die Elterntiere ziemlich unregelmässig fütterten, musste ich des öftern auch Temperaturmessungen an Jungen mit leerem Kropf ausführen. Eine Beeinflussung der Temperaturregulationsfähigkeit durch den Füllungszustand des Kropfes konnte nicht festgestellt werden.

Da mir ferner für die Untersuchungen an Neuntöter und Wendehals nur wenige Nestlinge zur Verfügung standen, und ich deshalb auf wiederholte Messungen am gleichen Versuchstier angewiesen war, hielt ich es für wichtig, dass vor und auch während den mehrere Stunden dauernden Messungen den Jungvögeln die Möglichkeit einer Nahrungsaufnahme gewährt wurde, um ein möglichst normales Wachstum zu garantieren. Die Zeit zwischen zwei Fütterungen betrug im Minimum eine Stunde. Ich glaube annehmen zu dürfen, dass in dieser Zeitspanne eine Aenderung der Körpertemperatur, die durch den Genuss von kaltem Futter erfolgte, wieder kompensiert werden konnte. Aus diesen Ausführungen geht jedoch hervor, dass über den Einfluss der Nahrungsaufnahme auf die Temperatur der Nestlinge in den hier vorliegenden Untersuchungen nichts ausgesagt werden kann.

Erwähnt sei hier auch noch eine andere Messmethode, von der ich zu Beginn meiner Arbeit gehofft hatte, mit relativ kurzer Messdauer brauchbare Resultate über die Entwicklung der Temperaturregulation zu erhalten. Nachdem sich beim Versuchstier das der Thermostatentemperatur von 37 ° entsprechende Niveau der Körpertemperatur eingestellt hatte, setzte ich den Vogel einer Zimmertemperatur von 20 ° bis 22 ° aus und verfolgte den Abfall der Rektaltemperatur. Ich hatte gehofft, in der Abfallkurve der Rektaltemperatur einen Ausdruck für die Entwicklung der Temperatur-

regulation zu finden. Die so ausgeführten Messungen zeigten jedoch, dass die Geschwindigkeit, wie auch die Grösse des Abfalls der Körpertemperatur durch unruhiges Verhalten der Nestlinge stark beeinträchtigt wird, so dass keine einheitlichen Resultate gewonnen werden konnten. Ich verwendete darum später nur noch die zuerst beschriebene Versuchsmethode.

IV. Behandlung der Versuchsergebnisse.

Vor der Besprechung der Versuchsergebnisse über die Entwicklung der Temperaturregulation möchte ich einen Ueberblick über die Grundzüge der Homoiothermie geben. Als Grundlage zu dieser Zusammenstellung diente mir hauptsächlich die Arbeit von Thauer (1939, S. 667—670). Ich erachte einen solchen Ueberblick für notwendig, da der Begriff Homoiothermie nicht von allen Autoren in gleicher Weise interpretiert wird. Besonders von den älteren Autoren wurde das Problem häufig nur von der stoffwechselphysiologischen Seite betrachtet, wobei die Temperaturmessungen ganz in den Hintergrund traten.

Nach der heute wohl anerkanntesten Definition von Pfleiderer (1933) besteht das Wesen der Homoiothermie in der Erhaltung einer konstanten Kerntemperatur. Die Definition von Gessler (1928), wonach bei den Homoiothermen ein bestimmter Wärmebestand des Körpers erhalten wird, kann nicht vollständig befriedigen. Durch starke Abkühlung der peripheren Körperteile, der Haut, der Extremitäten, kann der Wärmebestand des Körpers sinken, ohne dass die Konstanz der Kerntemperatur aufgegeben werden muss. In einem solchen, beim Menschen oft vorkommenden Falle, kann man sicher nicht von einem Aufgeben der Homoiothermie sprechen. Pfleiderer schreibt, dass jedoch auch die Erfassung der Kerntemperatur schwierig sei, da besonders das von der Peripherie zurückfliessende Blut diese beeinflussen kann, dass sie jedoch trotzdem viel konstanter sei als der Wärmebestand des Körpers.

Die Homoiothermie bleibt nicht bei jeder beliebigen Aussentemperatur erhalten. Wie in Fig. 1 anschaulich dargestellt ist, kann die Körpertemperatur nur für einen bestimmten biologischen Temperaturbereich konstant gehalten werden. Im untern Teil dieses Bereichs steigt der Stoffwechsel mit sinkender Umgebungstemperatur, und Mechanismen zur Verminderung der Wärmeabgabe treten in Aktion. Die Zunahme des Stoffwechsels bei sinkender Temperatur (chemische Wärmeregulation) hängt von der Ausbildung der Einrichtungen ab, die eine zweckmässige Veränderung der Wärmeabgabe nach aussen bewirken (physikalische Wärmeregulation). Ferner sind die Verände-

rungen des Stoffwechsels, die der Erhaltung einer konstanten Kerntemperatur dienen, von der Körpergrösse, den wärmeisolatorischen Eigenschaften und der Form der Körperoberfläche abhängig.

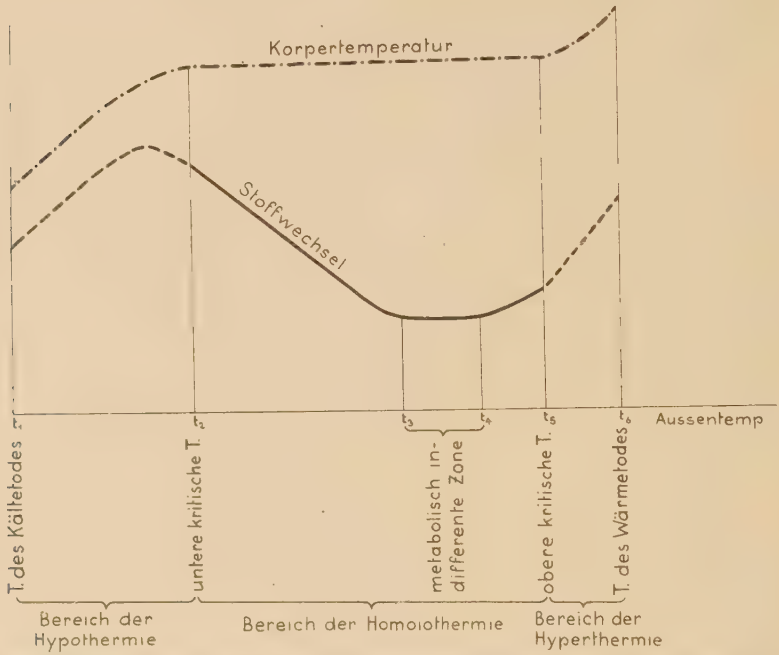

Fig. 1: Schema der chemischen Wärmeregulation (modifiziert nach Giaja und Thauer).

In der «Behaglichkeitszone» oder «metabolisch indifferenten Zone» (Fig. 1), erreicht der Stoffwechsel ein Minimum und bleibt in der ganzen Zone annähernd konstant. Die Thermoregulation in der «Behaglichkeitszone» wird allein durch die Aenderung des Wärmeabflusses bestritten. Die Aussentemperatur, bei welcher die Hungerresistenz der Vögel ein Maximum erreicht (Kendeigh 1934), fällt sehr wahrscheinlich in diese Zone des minimalsten Umsatzes.

Der Temperaturbereich der Homoiothermie ist nach oben und nach unten begrenzt durch die obere, respektive die untere kritische Temperatur. Oberhalb der oberen kritischen Temperatur steigt der Stoffwechsel an. Die Körpertemperatur kann nicht mehr konstant gehalten werden. Sie steigt ebenfalls und führt bei weiterer Steigerung der Aussentemperatur zum Wärmetod. Unterhalb der unteren kritischen Temperatur steigt der Stoffwechsel zuerst noch etwas an, um dann bei weiterer Senkung der Aussentemperatur abzufallen. Trotz der anfänglich noch vorhandenen Stoffwechselsteigerung kann die Körpertemperatur unterhalb der un-

teren kritischen Temperatur nicht mehr konstant gehalten werden. Mit abnehmender Lufttemperatur fällt sie rasch ab und führt zum Kältetod.

Aus den obigen Angaben über die Begrenzung der Homoiothermie ergibt sich, dass bei Untersuchungen über die Entwicklung der Temperaturregulation die Angabe des untersuchten Bereichs der Aussentemperatur eine erste Notwendigkeit ist.

A. Entwicklung der Temperaturregulation beim Wellensittich.

Die Fig. 2—7 und 10—11 zeigen das Verhalten der Körpertemperatur von Einzelindividuen bei den verschiedenen angewandten Aussentemperaturen. Die Anzahl der eingezeichneten Punkte der Lufttemperatur gibt zugleich auch die Anzahl der Messungen der Rektaltemperatur an.

In den Fig. 8 a und 9 a wurde versucht, die Entwicklung der Temperaturregulation des Wellensittichs auf zwei verschiedene Arten darzustellen. In Fig. 8 ist die Differenz zwischen Körper- und Lufttemperatur als Funktion der Lufttemperatur bei verschiedenen Altersstufen aufgetragen. Diese Kurven stellen nicht Einzelmessungen dar, sondern Mittelwerte aller Messungen einer Altersstufe. Fig. 9 zeigt die Veränderungen der Körpertemperatur während der Ontogenese bei 3 verschiedenen Lufttemperaturen, nämlich bei 37 °, bei 29,5 ° und bei 22°.

Im Folgenden soll nun auf die Ergebnisse der Abkühlungsversuche näher eingetreten werden.

1. Körpertemperatur und Lufttemperatur.

Am 1. Tag liegt die Körpertemperatur der fast vollständig nackten Wellensittichnestlinge nur um weniges über der Aussentemperatur (Fig. 2). In Uebereinstimmung mit Kendeigh und Baldwin (1928) konnte ich feststellen, dass die Differenz zwischen Körper- und Lufttemperatur bei höheren Aussentemperaturen grösser ist als bei niedrigeren (Fig. 2 u. 8 a). Bei 37 ° betrug die Rektaltemperatur 38,4 °, bei 21,05 ° dagegen nur 21,6 °.

Die frischgeschlüpften Wellensittiche sind also noch poikilotherm. Ihre Temperatur ist vollständig abhängig von der Aussentemperatur. Sie sind auf die Wärmezufuhr von aussen angewiesen. Verschiedene Autoren, z. B. Leichtentritt (1919), Ginglinger und Kayser (1929), Groebbels (1932), bezeichnen die Nesthocker bei der Geburt als heterotherm. Nach Leichtentritt ist die Bezeichnung poikilotherm für die neugeborenen Nesthocker der Vögel und Säuger nicht zulässig, da ihr Stoffwechsel pro Gewichtseinheit viel grösser sei als bei wirklichen Poikilothermen. Diese Behauptung von Leichtentritt auf Grund eines Vergleichs des Umsatzes pro Gewichtseinheit bei Eidechsen und neugeborenen

Ratten halte ich für sehr anfechtbar. Denn der Stoffwechsel pro Gewichtseinheit erlaubt keinen Schluss auf die Höhe der Körpertemperatur, die bei bestimmten Aussenbedingungen konstant gehalten werden kann. Meiner Ansicht nach kann nur aus dem Verhalten der Körpertemperatur geschlossen werden, ob ein Tier als poikilotherm zu bezeichnen ist oder nicht. Temperaturmessungen von Leichtentritt bei seinen Stoffwechseluntersuchungen an Eidechsen ergaben, dass die Körpertemperaturen vor dem Versuch 2,6 ° bis 3,6 ° über derjenigen des Versuchsgefässes, die mit 19,4 ° angegeben wird, lagen und während des Versuches sogar noch etwas anstiegen. Aus diesen Messungen an Eidechsen geht hervor, dass

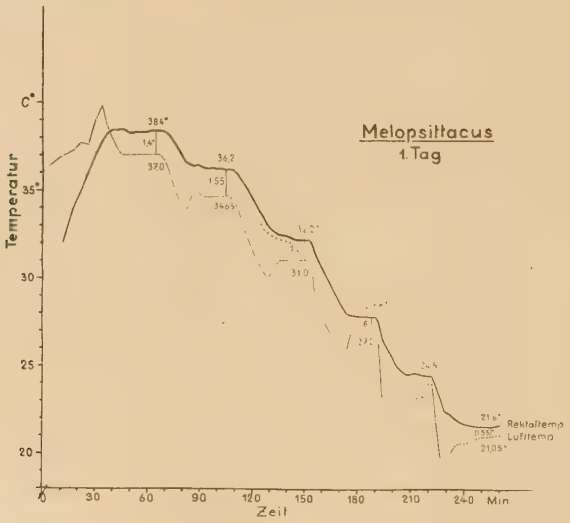

Fig. 2

die Temperaturdifferenz zwischen Körper- und Lufttemperatur bedeutend grösser war als beim frischgeschlüpften Wellensittich unter ähnlichen Aussenbedingungen. Es kann somit nicht nur die Grösse des Stoffwechsels pro Gewichtseinheit allein sein, die für die Höhe der Körpertemperatur über der Temperatur der umgebenden Luft massgebend ist. Auch das Verhältnis der wärmeabgebenden Oberfläche zur Masse des Körpers, sowie die wärmeisolatorischen Eigenschaften der Körperoberfläche sind für die Differenz zwischen der Innen- und Aussentemperatur verantwortlich. Ferner betrachte ich auch das Abnehmen dieser Differenz mit sinkender Aussentemperatur als ein typisches Merkmal der Poikilothermen. Baldwin und Kendeigh (1932), Kendeigh (1939) führten dann weiter noch die Verlangsamung der Atembewegung und des Herzschlages mit sinkender Lufttemperatur als Beweis für die Poikilothermie der frischgeschlüpften Nesthocker an.

Aus den oben angeführten Gründen möchte ich darum dem Begriff poikilotherm für den Zustand der Wärmeregulation bei Nesthockern in der ersten Zeit nach dem Schlüpfen gegenüber dem Begriff heterotherm den Vorzug geben.

Die Temperaturmessung am Schlüpftage zeigte, dass mit fortschreitender Abkühlung von 37 ° gegen 21 ° die Bewegungsfähigkeit, vor allem die Geschwindigkeit der Bewegungen des Wellensittichs immer mehr abnahm. Am Ende des Versuches, bei einer Körpertemperatur von 21,6 °, war der Nestling vollkommen unbeweglich. Jegliches Piepsen hatte aufgehört. Nach dem Aufheizen des Thermostaten erholte sich der Vogel jedoch wieder vollständig.

Die Feststellung von Leichtentritt (1919), Kendeigh und Baldwin (1928), wonach beträchtliche Abkühlungen der Körpertemperatur von den jungen Nesthockern ohne jeglichen Schaden ertragen werden können, kann ich für den Wellensittich, den Wendehals und den Neuntöter bestätigen. Der Wellensittichnestling, den ich am 1. Tage bis 21,6 ° abgekühlt hatte, wurde noch einige Male zu längeren Temperaturmessungen verwendet, ohne dass irgendwelche Abnormität im Verhalten der Körpertemperatur, wie in der Gewichtszunahme festgestellt werden konnte. Nach Baldwin und Kendeigh (1932) soll es sogar möglich sein, die Körpertemperatur der jungen Nestlinge von *Troglodytes a. aedon* ohne schädigende Wirkung bis unterhalb 10 ° abzukühlen.

Mit zunehmendem Alter beginnt sich nun die Temperaturregulation allmählich zu entwickeln, aber nicht bei allen Temperaturen gleichmässig. Schon Pembrey (1895) und später Leichtentritt (1919) weisen darauf hin, dass bei verschiedenen Nesthockern (Katzen, Kaninchen, Hunden) anfangs nur bei höheren Temperaturen die Erhaltung einer konstanten Körpertemperatur möglich sei. Auch Ginglinger und Kayser (1929) fanden bei jungen Tauben, dass im Verlaufe der Entwicklung die Homoiothermie bei 30 ° Aussentemperatur früher erreicht wird als bei 24 ° — 25 °. Aus den graphischen Darstellungen von Kendeigh (1939) über die Entwicklung der Wärmeregulation bei *Troglodytes* geht ebenfalls das frühe Wirksamwerden der Temperaturregulation bei höheren Umgebungstemperaturen hervor. Die Ergebnisse meiner eigenen Untersuchungen bestätigen, dass eine Regulation der Körpertemperaturen zu Beginn der Entwicklung der Wärmeregulation nur bei höheren Aussentemperaturen möglich ist, und dass mit zunehmendem Alter der Temperaturbereich, in welchem die Körpertemperatur annähernd konstant gehalten werden kann, nach immer tieferen Umgebungstemperaturen ausgedehnt wird.

Am 4. Tag (Fig. 3, 8 a) hat sich die Differenz zwischen der Rektal- und der Lufttemperatur zwischen 34 ° und 30 ° am meisten

vergrössert. Sie beträgt in diesem Raume im Mittel mehr als 4 °. Die bei 37 ° Thermostatentemperatur aus 4 Messungen errechnete, mittlere Rektaltemperatur von 40,2 ° liegt schon in der Nähe des Regulationsbereichs des adulten Vogels. Ein Vergleich dieses Wertes mit der in Tab. I angegebenen, niedrigsten Rektaltemperatur, die an einem adulten Wellensittich bei 22 ° gemessen wurde,

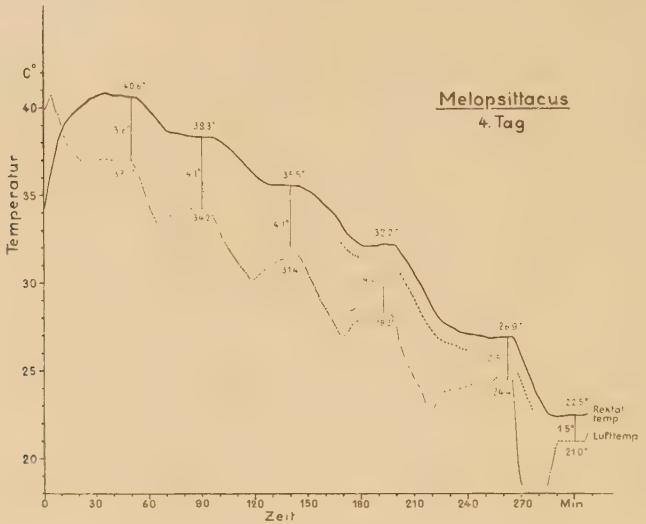

Fig. 3

zeigt dies deutlich. Unterhalb 28 ° nimmt die Differenz zwischen Körper- und Aussentemperatur wieder ab. Die Temperaturregulation verliert demnach bei sinkender Umgebungstemperatur immer mehr an Wirksamkeit. Aus Fig. 3 ist ersichtlich, dass die Rektaltemperatur bei 21 ° nur noch 22,5 ° betrug.

Am 7. Tag fällt die Rektaltemperatur bei einer Abkühlung der Aussentemperatur von 34 ° auf 30 ° im Mittel nur noch um 1,1 ° von 39,8 ° auf 38,7 ° (Fig. 8 a). In dieser Temperaturzone finden wir die erste Andeutung einer einigermassen konstanten Körpertemperatur. Einer absoluten Homoiothermie würde in Fig. 8 eine Gerade entsprechen, die unter 45 ° ansteigt, weil die Differenz zwischen der Körper- und der Lufttemperatur in diesem Falle in gleichem Masse zunimmt, wie die Aussentemperatur abnimmt. In Fig. 4, der Darstellung einer Einzelmessung, beträgt der Abfall der Rektaltemperatur 1,3 ° beim Absinken der Lufttemperatur von 33,9 ° auf 30,1 ° und ist somit etwas grösser als der Mittelwert. In der gleichen Messung (Fig. 4) verhinderte das unruhige Verhalten des Versuchstieres bei 27,3 ° Thermostatentemperatur die Einstellung des normalen Niveaus der Körpertemperatur. Der Ver-

such wurde deshalb unterbrochen und der Nestling für zwei Stunden ins Nest zurückgebracht. Nach der Wiederaufnahme der Messung war ein Niveau der Rektaltemperatur von 38,8 ° bis 38,85 ° zu konstatieren, während sich die Aussentemperatur innerhalb der Zeit von 14 Minuten von 30,0 ° auf 29,0 ° abkühlte. Ich glaube annehmen zu dürfen, dass diesem Vogel bei 30 ° Thermostatentemperatur das Halten einer Rektaltemperatur von 38,8 ° während längerer Zeit möglich gewesen wäre. Diese Rektaltemperatur ist somit um 0,3 ° höher als die bei 30,1 ° Umgebungstemperatur im ersten Teil des Versuchs gemessene. Diese Differenz zeigt, dass Schwankungen von mehreren Zehntelgraden in der Körpertemperatur der Nestlinge bei den gleichen Aussenbedingungen durchaus möglich sind.

Die Differenz zwischen Körper- und Lufttemperatur hat am 7. Tag bei allen verwendeten Umgebungstemperaturen stark zugenommen. Das Maximum erreicht sie ungefähr bei 27 °. Bei dieser Aussentemperatur beträgt die mittlere Rektaltemperatur 36,8 °. Unterhalb 27 ° nimmt die Differenz zwischen Rektal-

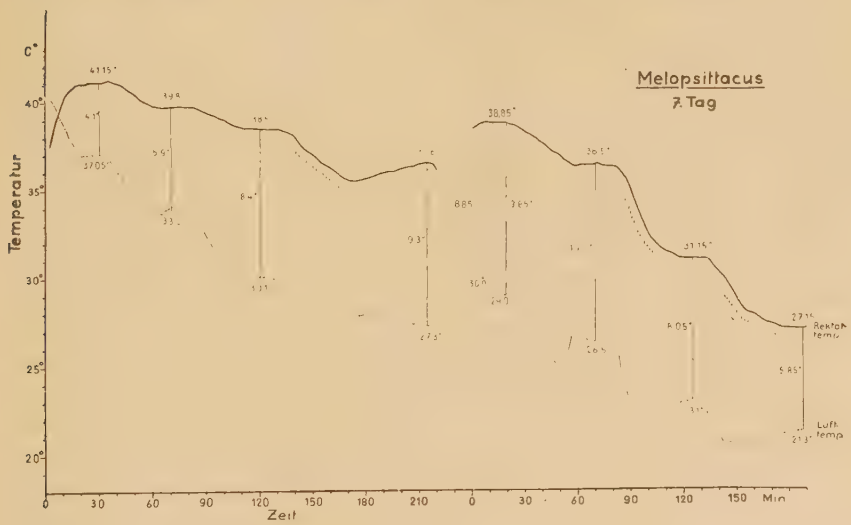

Fig. 4

und Lufttemperatur wieder ab und beträgt bei 22 ° noch 6,9 ° (Fig. 8 a). In der in Fig. 4 dargestellten Einzelmessung wurde bei einer Aussentemperatur von 21,3 ° eine Rektaltemperatur von 27,15 ° gemessen. Die Differenz zwischen Innen- und Aussentemperatur betrug somit in diesem Fall bei 21,3 ° noch 5,85 °.

Bei der Abkühlung des Thermostaten von 37 ° auf 34 ° tritt in der Rektaltemperatur immer ein

gewisser Abfall auf. Auch bei den älteren Nestlingen, sogar beim adulten Vogel — wenn auch in vermindertem Masse — bleibt dieser Abfall erhalten. Wahrscheinlich liegt die obere kritische Temperatur, oberhalb welcher die Körpertemperatur nicht mehr konstant gehalten werden kann, zwischen 34 ° und 37 ° bei einer mittleren relativen Luftfeuchtigkeit von 70% (siehe ferner S. 29). In diesem Temperaturbereich tritt auch das Hacheln, eine stark gesteigerte Atemtätigkeit als Regulationsmechanismus in Funktion. Diese thermoregulatorische Funktion des Atemsystems wird später noch eine eingehendere Besprechung erfahren (S. 34—36).

Am 11. Tag (Fig. 5 und 8 a) ist die Temperaturregulation im untersuchten Bereich der Aussentemperatur schon weitgehend etabliert. Zwischen 34 ° und 30 ° bleibt die Rektaltemperatur konstant und zwischen 30 ° und 22 ° sinkt sie im Mittel nicht ganz um 1 °. Aus Fig. 5 sind als Werte für die Rektaltemperatur bei 29,9 ° Lufttemperatur 40,0 ° bei 23,5 ° 39,4 ° und bei 20,7 ° 38,0 ° zu entnehmen. Unterhalb 22 ° scheint die Körpertemperatur nicht mehr konstant gehalten werden zu können, wie man in Fig. 8 a erkennen kann. Vermutlich liegt die untere kritische Temperatur für den 11. Tag in der Nähe von 22 °. Zwischen dem 7. und 11. Tag hat sich demnach die kritische Temperatur von 34 ° nach 22 ° hinunter verschoben. Die maximale Leistungsfähigkeit der Wärmeregulation, d. h. die grösste Differenz, die zwischen Körper- und Lufttemperatur möglich ist, liegt dagegen am 11. Tag schon ausserhalb der untersuchten Temperaturzone, also unterhalb 20 °. Im Verlaufe der postembryonalen Entwicklung verschiebt sich dieses Maximum nach immer tieferen Aussentemperaturen. Ich kann somit die von Pincus, Sterne und Enzmann (1933) an Mäusen gemachte Feststellung, wonach deren Körpertemperatur im Alter von 2, 8 und 10 Tagen stets bei 26 ° eine maximale Höhe über der Lufttemperatur erreicht, für den Wellensittich nicht bestätigen.

In die Zeit zwischen den 7. und den 11. Tag, in welcher die Temperaturregulation auch bei den tieferen Temperaturen wirksam wird, fällt die Entwicklung des zweiten Dunenkleides der Nestlinge. Das erste Dunenkleid besteht nur aus vereinzelten Dunen, die beim Schlüpfen schon vorhanden sind und meistens bald vollkommen abgestossen werden. Am 7. bis 8. Tag brechen die zweiten Dunen aus, zuerst in der Beckenregion hinter den Unterschenkeln und dann auf dem Rücken. Anfangs können die Dunen jedoch noch nicht als Wärmeschutzschicht dienen, da die Dunenstrahlen noch in den Dunenkielen stecken und kompakt zusammenliegen. Erst zwischen dem 10. und 12. Tag breiten sich die zweiten Dunen aus und bilden eine zusammenhängende Wärmeschutzschicht auf dem Rücken, hinter den Flügeln und auf den Seitenflächen des Körpers. Der Bauch ist in diesem

Stadium noch frei von Dunen. Die Bauchfläche fällt aber als wärmeabgebende Oberfläche nicht sehr ins Gewicht, da die Nestlinge während der Versuche auf Watte, einem guten Wärmeisolatoren, sitzen. Im Verlauf der weitern Entwicklung wird das Dunenkleid immer vollständiger und dann allmählich von den Konturfedern überwachsen.

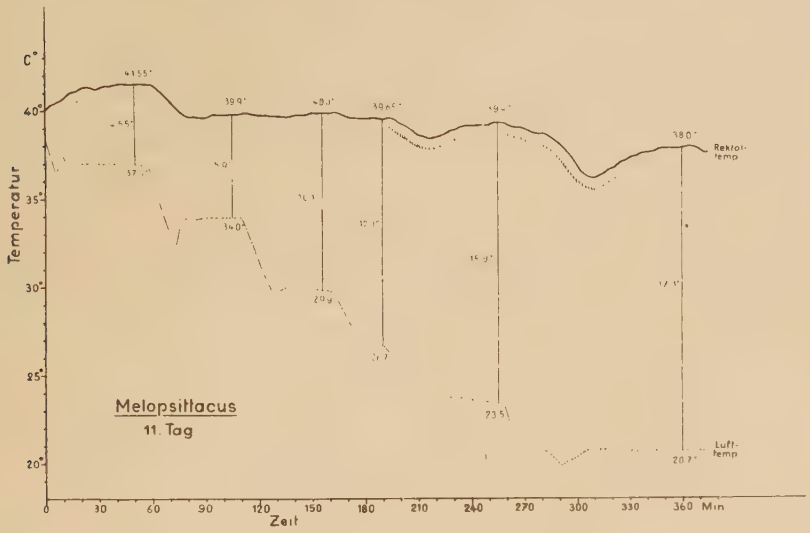

Fig. 5

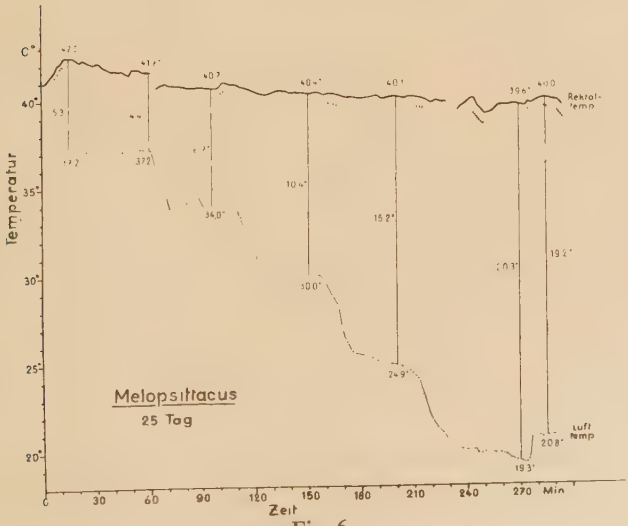

Fig. 6

Nach dem 11. Tage wird die Temperaturregulation noch ständig vervollkommnet. Sukzessiv wird nun das Niveau der Körpertemperatur des Nestlings gegen dasjenige des Adultzustandes gehoben.

Auch im Adultzustande herrscht nicht vollkommene Homoiothermie in einem Temperaturbereich zwischen 15 ° und 37 °, wie aus der Messung eines brütenden Weibchens (Fig. 7) klar zu ersehen ist. Nach dem Stecken des Thermoelementes betrug die Rektaltemperatur 41,65 ° bei einer Zimmertemperatur von 15,55 °, und diese Körpertemperatur blieb während mehr als einer halben Stunde konstant. Mit einigen wenigen, ganz kurzen Ausnahmen sass dieses Weibchen während des ganzen Versuches absolut ruhig. Nachdem ich nun den Vogel in den Thermostaten gesetzt hatte,

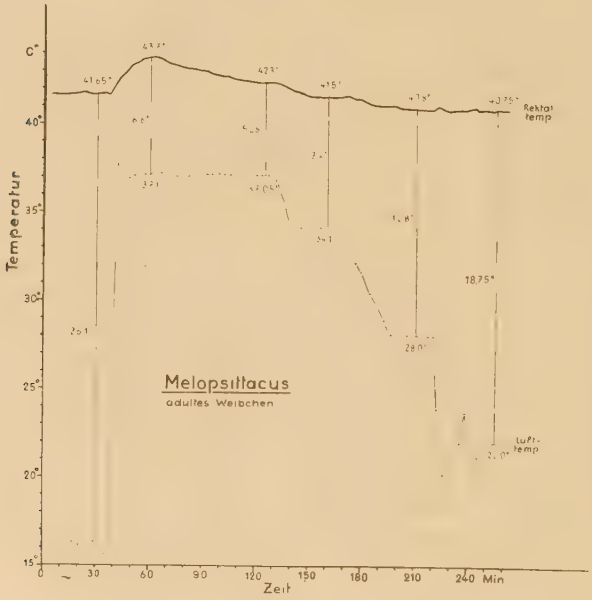

Fig. 7

der eine Temperatur von 37 ° aufwies, stieg die Rektaltemperatur auf 43,7 °, um dann bei gleichbleibender Aussentemperatur infolge des starken Hechelns wieder auf 42,3 ° abzusinken. Während der Abkühlung des Thermostaten senkte sich auch die Rektaltemperatur allmählich und erreichte bei 22 ° eine Höhe von 40,75 °. Dieses langsame Absinken der Rektaltemperatur bei absolut ruhigem Verhalten des Versuchstieres scheint darauf hinzudeuten, dass auch beim adulten Wellensittich eine gewisse, wenn auch nur geringe Abhängigkeit der Körpertemperatur von der Lufttemperatur besteht. Nicht abgeklärt ist dagegen, ob bei dieser Abnahme der

Körpertemperatur eine Aenderung in der Verdauungstätigkeit auch eine gewisse Rolle gespielt haben kann. Vielleicht wäre auch bei gleichbleibender Aussentemperatur die Temperatur des Vogels im Verlaufe des Versuches um den gleichen Betrag gesunken. Nach Baldwin und Kendeigh (1932) sind Schwankungen in der Körpertemperatur von 1 ° bis 1,5 °, vor allem wenn es sich um das Absinken der Körpertemperatur von einem anfänglich hohen Wert handelt, auch ohne gleichzeitige Veränderungen in der Lufttemperatur zu erwarten. Auf Grund von ausgedehnten Untersuchungen an *Troglodytes a. aedon* gelangen diese Autoren zum Schluss, dass die Körpertemperatur von adulten Vögeln durch Veränderungen in der Aussentemperatur, die in den normalen, biologischen Grenzen liegen und nicht zu rasch erfolgen, nur gering beeinflusst werde.

Auffallend an der vorliegenden Messung eines adulten Weibchens ist in dieser Hinsicht noch, dass die Rektaltemperatur zu Beginn des Versuches bei 15,55 ° Lufttemperatur 41,65 ° betrug, während am Ende des Versuches bei 22 ° Aussentemperatur eine solche von nur 40,75 ° gemessen wurde. Nach Kendeigh und Baldwin (1928), Baldwin und Kendeigh (1932) ist die normale Körpertemperatur der Vögel nicht konstant, sondern stark abhängig von der Aktivität und der Nahrungsaufnahme. Diese Autoren konnten im Extrem bei den Passerinen Temperaturschwankungen bis zu 5,6 ° beobachten. Die bei dem adulten Wellensittichweibchen am Anfang des Versuchs gemessene höhere Rektaltemperatur bei einer tieferen Lufttemperatur wurde wahrscheinlich durch die Aufregung beim Stecken des Thermoelementes verursacht. Nachdem sich das Tier dann während mehrerer Stunden ruhig verhalten hatte, war die Körpertemperatur auf einen tieferen Wert abgesunken und zwar zu einer Zeit, als die Lufttemperatur noch 6,4 ° höher stand als zu Beginn des Versuches.

2. *Körpertemperatur bei verschiedenen konstanten Aussenbedingungen.*

Um die Entwicklung der Temperaturregulation beim Wellensittich etwas übersichtlicher darstellen zu können, wurden aus den Temperaturkurven der Abkühlungsversuche, von denen in Fig. 8 einige wenige wiedergegeben sind, drei verschiedene Aussentemperaturen herausgegriffen und die dazu gehörigen Rektaltemperaturen während der Nestzeit verfolgt. Als obere Temperatur wählte ich 37 °, als untere 22 ° und als in der Mitte zwischen beiden liegend 29,5 °. In Tabelle I sind diese Werte der Rektaltemperatur mit ihrer Variationsbreite zusammengestellt und in Fig. 9 a die Mittelwerte graphisch aufgetragen.

In den Entwicklungsperioden, in welchen die graphische Darstellung der Einzelmessungen aufeinanderfolgender Alterstage ein

einheitliches Bild der Entwicklung der Temperaturregulation ergab, begnügte ich mich meistens mit einer Messung pro Alterstag. Dagegen in den Perioden, in welchen zwischen den Einzelmessungen gleichaltriger Nestlinge grössere Schwankungen auftraten, führte ich für jeden Alterstag mehrere Messungen durch.

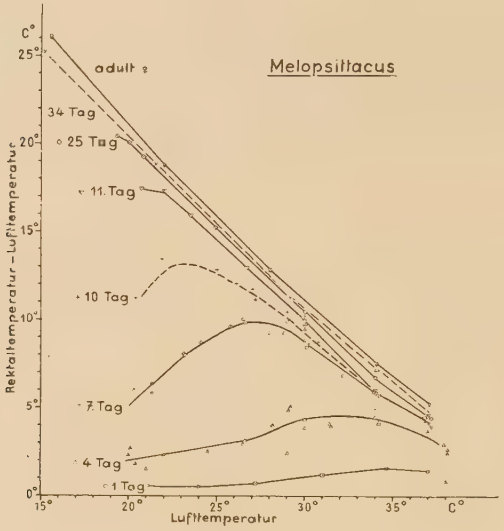

Fig. 8a

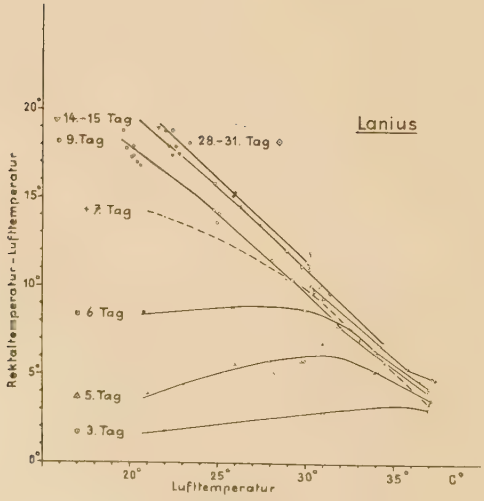

Fig. 8b

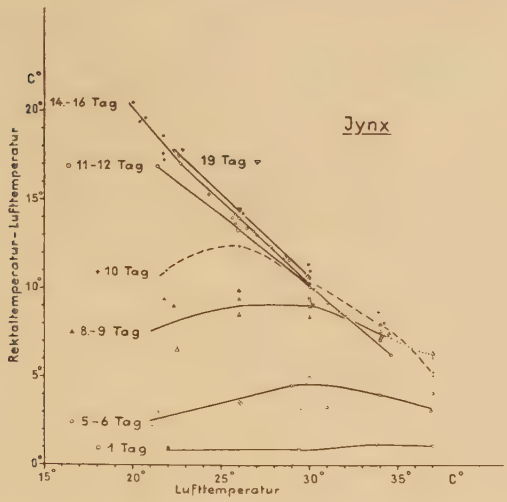

Fig. 8c

Fig. 8 a, b, c: Die Differenz zwischen Rektal- und Lufttemperatur als Funktion der Lufttemperatur auf verschiedenen Altersstufen.

Die in Tab. I angegebenen Maximal- und Minimalwerte beziehen sich also auf die Unterschiede zwischen den Einzelmessungen und nicht auf die während einer Messung bei der Einstellung eines Temperaturniveaus auftretenden Schwankungen. Denn, wie aus den Darstellungen der Einzelmessungen hervorgeht, wurden immer nur diejenigen Rektaltemperaturen verwendet, die bei ruhigem Verhalten der Versuchstiere bei einer bestimmten Aussentemperatur konstant gehalten werden konnten.

a) Körpertemperatur bei 22 ° Aussentemperatur (Fig. 9 a, I).

Der langsame Anstieg der Rektaltemperatur vom 1. bis zum 3. Tag wird wahrscheinlich zum grossen Teil durch die Verbesserung des Verhältnisses der wärmeabgebenden Oberfläche gegenüber dem Volumen des Körpers bewirkt. Wie weit noch andere Faktoren bei dieser Steigerung der Körpertemperatur mitspielen, kann ich nicht entscheiden, da ich keine Stoffwechseluntersuchungen ausgeführt habe. Nach den Angaben von Kendeigh (1939), der bei *Troglodytes* für die Entwicklung der Temperaturregulation bei 22 ° einen ähnlichen Kurvenverlauf feststellen konnte (Baldwin und Kendeigh 1932), ist schon in den ersten drei Tagen der Postembryonalperiode eine Umsatzsteigerung zu beobachten. Die abgegebene Kohlendioxydmenge pro Gramm und pro Stunde steigt in den ersten drei Tagen von 0,28 ccm auf 0,6 ccm.

Vom 3. Tage an nimmt die Steigung der Kurve der Rektaltemperatur allmählich immer mehr zu bis zum 6. Tag und bleibt dann in ihrer Steilheit annähernd gleich bis zum 10. Tag. Zwischen dem 10. und 11. Tag finden wir ein sprunghaftes Zunehmen in der Rektaltemperatur. Wie schon früher erwähnt wurde, fällt die Ausbreitung des zweiten Dunenkleides in die Zeit zwischen dem 10. und 12. Tag. Die Ausbildung dieses Wärmeschutzes macht somit das rasche Ansteigen der Rektaltemperatur verständlich.

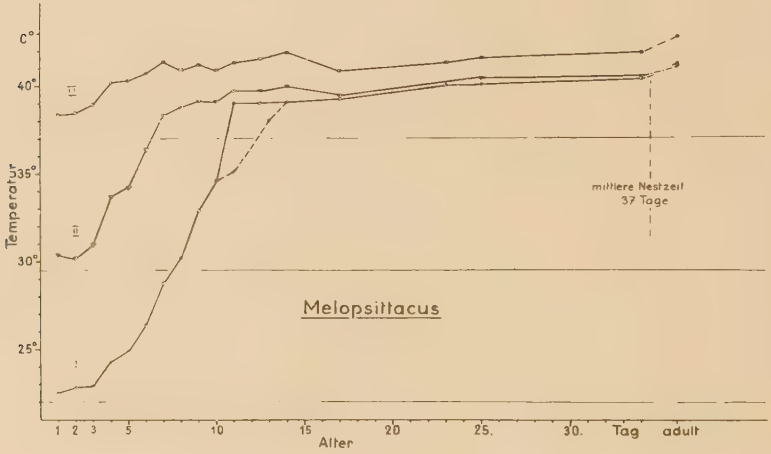

Fig. 9 a

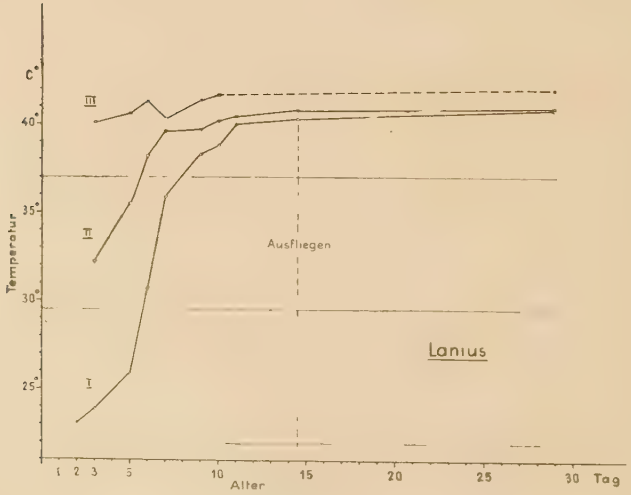

Fig. 9 b

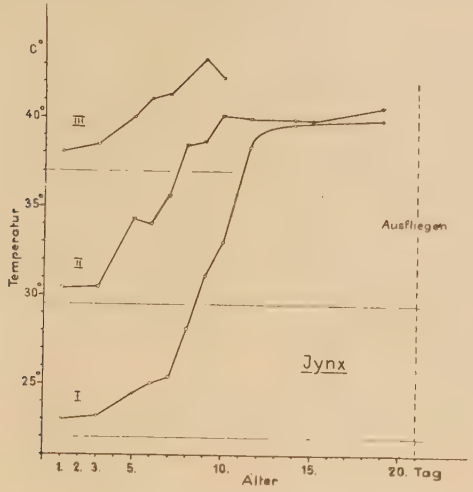

Fig. 9 c

Fig. 9 a, b, c: Anstieg der Rektaltemperatur in der Postembryonalperiode, I bei 22°, II bei 29,5° und III bei 37° Lufttemperatur.

Bei einer Brut von Wellensittichen konnte sich kein zweites Dunenkleid entwickeln, da die ausbrechenden Dunen von den Alten ständig abgefressen wurden. Solche Fälle kommen bei unseren Laboratoriumsbruten von Zeit zu Zeit immer wieder vor. Im übrigen entwickelten sich die Jungen normal, ausser dass sie im Gewicht gegenüber den andern, gleichaltrigen Nestlingen etwas im Rückstand waren (Tab. I). An diesen dunenlosen Nestlingen konnte ich den Einfluss des Dunenkleides auf die Entwicklung der Temperaturregulation studieren. Die Kurve der Rektaltemperatur dieser Nestlinge ist in Fig. 9 a an den Stellen, an welchen sie von der Normalkurve bei 22° Aussentemperatur abweicht, gestrichelt eingezeichnet. Bei den dunenlosen Jungvögeln bleibt der steile Anstieg der Körpertemperatur zwischen dem 10. und 11. Tag aus. Die Kurve steigt ungefähr in der gleichen Steilheit wie bisher weiterhin an und erreicht die Normalkurve etwa am 14. Tag. Der am 14. Tag gemessene Nestling dieser Brut war noch fast vollkommen nackt. Einzig auf dem Kopf, den Flügeln und dem Schwanz waren die Konturfedern schon ausgebrochen. Trotz seines Rückstandes in der Gewichtsentwicklung hatte dieser Vogel im untersuchten Temperaturbereich eine weitgehende Temperaturunabhängigkeit erreicht (Fig. 10). Dieses Ergebnis erlaubt den Schluss, dass das Federkleid wohl eine grosse Erleichterung zur Erhaltung der Homoiothermie darstellt, aber zu deren Entwick-

Tabelle I: Melopsittacus undulatus

Alterstag	mittleres Körpergewicht in Gramm	Aussentemperatur 22°				Aussentemperatur 29,5°				Aussentemperatur 37°			
		mittlere Rektaltemperatur	Anzahl der Messungen	maximale Rektaltemperatur	minimale Rektaltemperatur	mittlere Rektaltemperatur	Anzahl der Messungen	maximale Rektaltemperatur	minimale Rektaltemperatur	mittlere Rektaltemperatur	Anzahl der Messungen	maximale Rektaltemperatur	minimale Rektaltemperatur
1.	1,8	22,55°	1			30,5°	1			38,4°	1		
2.	2,25	22,85°	1			30,2°	1			38,5°	1		
3.	3,0	22,95°	2	23,2°	22,65°	31,0°	2	31,0°	30,95°	38,95°	2	39,2°	38,7°
4.	5,05	24,3°	6	25,2°	23,75°	33,7°	6	34,45°	31,9°	40,2°	4	40,8°	39,4°
5.	5,75	24,9°	6	25,8°	23,8°	34,2°	6	35,2°	33,1°	40,3°	3	40,8°	39,9°
6.	7,15	26,4°	5	27,9°	25,05°	36,35°	5	39,3°	34,7°	40,7°	3	41,05°	40,4°
7.	8,9	28,8°	3	29,0°	28,6°	38,3°	3	38,4°	38,1°	41,35°	2	41,5°	41,2°
8.	10,1	30,2°	3	30,8°	29,4°	38,75°	4	39,7°	38,35°	40,9°	1		
9.	11,8	32,9°	3	34,1°	31,4°	39,1°	7	39,8°	38,9°	41,2°	4	41,6°	40,65°
10.	14,4	34,6°	3	35,5°	33,05°	39,1°	4	39,5°	38,7°	40,9°	4	41,3°	40,3°
11.	14,8	39,0°	2	39,3°	38,65°	39,7°	3	39,9°	39,4°	41,3°	2	41,55°	41,05°
(11.)*	12,25	35,1°	1			39,2°	1			41,8°	1		
12.—13.	18,4	39,0°	2	39,0°	39,0°	39,7°	2	39,9°	39,5°	41,4°	2	42,3°	40,65°
(13.)*	19,7	38,0°	1			39,25°	1			40,65°	1		
(14.)*	17,7	39,05°	1			39,95°	1			41,85°	1		
17.	25,8	39,2°	1			39,4°	1			40,8°	1		
23.	37,2	40,0°	1							41,3°	1		
25.	38,5	40,05°	1			40,4°	1			41,5°	1		
34.	38,5	40,3°	1			40,45°	1			41,8°	1		
adult		41,2°	9	42,3°	40,2°	41,05°	8	41,65°	40,4°	42,7°	6	43,25°	42,05°

() * Messungen an Nestlingen ohne Dunenkleid

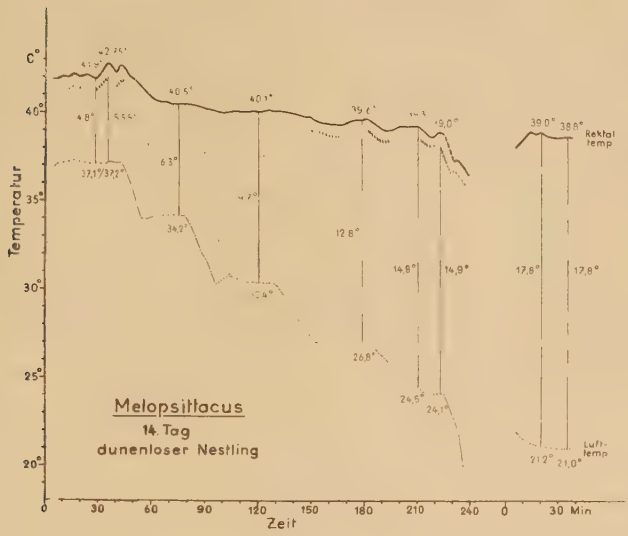

Fig. 10

lung nicht unbedingt notwendig ist, wenigstens nicht im Bereich der hier untersuchten Aussentemperaturen. Wie die Verhältnisse bei tieferen Temperaturen liegen würden, entzieht sich meiner Kenntnis. Bei der Besprechung der Faktoren, die zur Erlangung der Homoiothermie beitragen, werden die Ergebnisse dieser Messungen an dunenlosen Nestlingen im Zusammenhang mit der Bedeutung des Federkleides nochmals erwähnt werden (S. 51—52).

Vom 11. Tag an steigt die Normalkurve der Rektaltemperatur ganz allmählich gegen die Temperatur des Adulttieres an. Beim Ausfliegen scheint der Wellensittich die Temperatur des Adulten noch nicht vollständig erreicht zu haben. Die Rektaltemperatur liegt etwa 0,9 ° unter derselben des Adulten. Dazu ist aber noch zu sagen, dass die Temperatur des alten Wellensittichs sehr variabel ist, und dass ich auch Werte gemessen habe, die demjenigen des Jungen vor dem Ausfliegen ziemlich genau entsprechen, wie der Minimalwert für die Adulten bei 22 ° in Tabelle I beweist.

Die Bedingungen, unter welchen das Verhalten der Körpertemperatur der Adulten untersucht wurde, waren die gleichen wie bei den Nestlingen. Ich möchte auch hier betonen, dass über den Einfluss der Nahrungsresorption auf die Körpertemperatur der Adulten nichts ausgesagt werden kann, da während mehreren Stunden die Möglichkeit besteht, dass aus dem Kropf Nahrung in den Darm gelangt. Es kann sich somit bei dem für den adulten Wellensittich angegebenen Mittelwert nicht um die Standardtemperatur (Baldwin und Kendeigh 1932) handeln. Nach den Angaben von

Baldwin und Kendeigh zeichnen sich die Standardtemperaturen der Vögel durch weitgehende Konstanz aus. Sie stellen Minimaltemperaturen dar, die nur in absoluter Dunkelheit, bei völliger Ruhe der Versuchstiere erreicht werden können. Während der Messung darf der Darmtraktus keine Nahrung mehr enthalten. Trotzdem bei meinen Untersuchungen über das Verhalten der Körpertemperatur bei adulten Wellensittichen zur Berechnung der Mittelwerte nur Rektaltemperaturen verwendet wurden, die während mindestens 10 Minuten bei ruhigem Verhalten der Versuchstiere konstant gehalten werden konnten, so zeigen die manchmal relativ hohen Werte doch, dass die Wirkungen vorausgehender Aufregungen (Stecken des Thermoelementes, etc.) noch nicht vollkommen abgeklungen waren.

Dem in Tab. I angegebenen Mittelwert für die Temperatur der adulten Wellensittiche liegen die Messungen von 4 Weibchen und 5 Männchen zu Grunde. Bei der geringen Anzahl der Messungen einerseits und der grossen Veränderlichkeit der Körpertemperatur bei männlichen wie bei weiblichen Tieren anderseits konnte ich nicht entscheiden, ob in der Körpertemperatur beim Wellensittich ein sexueller Unterschied besteht. Sicher ist der Unterschied zwischen Männchen und Weibchen viel geringer als die normalen Schwankungen der Körpertemperatur. Da jedoch die Frage, ob beim Wellensittich ein sexueller Unterschied in der Körpertemperatur besteht, mit dem Problem der Entwicklung der Temperaturregulation nicht in engerem Zusammenhang steht, unterliess ich es, Untersuchungen über die Höhe der Standardtemperatur auszuführen.

b) Körpertemperatur bei 29,5 ° Aussentemperatur (Fig. 9 a, II).

Bis zum dritten Tag konnte nur eine unbedeutende Zunahme der Rektaltemperatur bei einer Lufttemperatur von 29,5 ° konstatiert werden. Der steile Anstieg der Körpertemperatur liegt zwischen dem 3. und 7. Tag. Vom 7. Tage an war nur noch eine geringe tägliche Erhöhung der Körpertemperatur zu beobachten. Während die mittlere Rektaltemperatur zwischen dem 3. und 7. Tag um 7,3 ° von 31,0 ° auf 38,3 ° angewachsen ist, beträgt der weitere Anstieg derselben zwischen dem 7. und 34. Tag nur noch 2,15 °. Die Kurve der Rektaltemperatur verflacht sich also bei 29,5 ° Lufttemperatur um 4 Tage früher als bei 22 °. Ungefähr vom 22. Tage an verläuft sie annähernd mit derjenigen von 22 ° zusammen, d. h. dass der Vogel nun in der Temperaturzone von 29,5 ° bis 22 ° vollkommen homoiotherm ist. Dieser Homoiothermiebereich erstreckt sich bei den ältern Nestlingen bis gegen 34 ° Lufttemperatur, denn erst oberhalb 34 ° findet ein bedeutenderer Temperaturanstieg statt.

c) Körpertemperatur bei 37 ° Aussentemperatur (Fig. 9 a, III).

Bei 37 ° steigt die Rektaltemperatur in den ersten Tagen nach dem Schlüpfen flach an und erreicht am 7. Tag den definitiven Regulationsbereich. Die Variabilität der Körpertemperatur bei 37 ° ist sehr gross. Die Körpertemperatur ist hier besonders stark abhängig vom Verhalten des Nestlings. Als Vergleichstemperaturen für die Regulationsfähigkeit der Versuchstiere bei 37 ° Aussentemperatur sind in Tab. I nur die niedrigsten Körpertemperaturen angegeben, die bei dieser hohen Aussentemperatur erreicht werden konnten. Die in dieser Tabelle angegebenen minimalen und maximalen Rektaltemperaturen beziehen sich somit nur auf die Schwankungen der Mindesttemperaturen. Die bei dieser Lufttemperatur erreichten höchsten Körpertemperaturen können nicht als Vergleichswerte verwendet werden, da sie stark vom Erregungszustand des Versuchsvogels abhängig sind.

Die Kurve der Rektaltemperatur bei 37 ° scheint vom 7. Tag an gegen den Adultzustand noch ganz allmählich etwas anzusteigen. Bei dem am 14. Tage auftretenden hohen Wert von 41,9 ° bei 37,1 ° Thermostatentemperatur (Fig. 11) ist es sehr fraglich, ob sich die Körpertemperatur in dem bei dieser Aussentemperatur möglichen Minimum befunden hat. Wie aus Fig. 11 hervorgeht, verhielt sich der Versuchsvogel bei dieser hohen Thermostatentemperatur nie längere Zeit ruhig (Unruhe = xxx), wodurch wahrscheinlich die Einstellung der tiefsten möglichen Körpertemperatur verhindert wurde.

Aus Fig. 9 a ist ersichtlich, dass die Kurve der Rektaltemperatur bei 37 ° nie mit derjenigen bei 29,5 ° oder bei 22 ° zusammenfällt. Es wird somit während der Ontogenese nie eine vollständige Homoiothermie für den ganzen untersuchten Temperaturbereich von 37 ° bis 22 ° erlangt. (Siehe auch S. 18). Hervorheben möchte ich allerdings noch, dass der für die adulten Wellensittiche angegebene Mittelwert nicht bei 37 °, sondern bei einer mittleren Aussentemperatur von 37,9 ° gemessen wurde. Selbst die niedrigste Rektaltemperatur, die bei 37,9 ° Thermostatentemperatur an einem Adulten ermittelt wurde, liegt noch um 0,5 ° über dem bei 29,5 ° gemessenen Maximalwert (Tab. I).

3. Einfluss der Unruhe auf die Körpertemperatur.

Kendeigh und Baldwin (1928) konnten feststellen, dass ein unruhiges Verhalten des Nestlings eine Senkung der Körpertemperatur bewirken kann. Diese Einwirkung der Muskelarbeit auf die Körpertemperatur erscheint paradox: denn Muskelarbeit bedeutet sicher eine Vermehrung der Wärmeproduktion. Ich konnte jedoch die Beobachtungen von Kendeigh und Baldwin an Nestlingen des Wellensittichs, Wendehalses und Neun-

töters bestätigen. Diese Senkung der Körpertemperatur während des Unruhigseins kann nur so erklärt werden, dass eine vermehrte Wärmeabgabe die durch Bewegung gesteigerte Wärmeproduktion kompensiert und übertrifft. Den Hauptgrund dieses vermehrten Wärmeabflusses sehen Kendeigh und Baldwin (1928) in einer Steigerung der Atemtätigkeit. Auch eine Vergrösserung der exponierten, wärmeabgebenden Oberfläche während des Unruhigseins halten diese beiden Autoren für möglich. Bei Wellensittichnestlingen konnte ich ebenfalls eine Steigerung der Atemtätigkeit während der Unruheperioden beobachten. Sie äusserte sich vor allem in einer vergrösserten Atemtiefe, die an einer vermehrten Thoraxbewegung meistens leicht zu erkennen war. Ueber die Auswirkungen der Muskeltätigkeit auf die Körpertemperatur der Nestlinge schreibt Groebbels (1932), dass « erst wenn das Gefieder sprosst und sich als schützender Mantel um den Körper legt, die Körperbewegung ihre eigentliche Aufgabe im Dienste der Wärmeregulation erfüllen kann.» Groebbels nimmt dabei an, dass in der durch die Bewegung des Nestlings hervorgerufenen Vergrösserung der wärmeabgebenden Oberfläche der Hauptgrund für die temperatursenkende Wirkung der Unruhe liegt. Der vergrösserten Wärmeabgabe durch das Atemsystem möchte ich jedoch mehr Bedeutung beimessen als einer Steigerung des Wärmeabflusses durch die äussere Oberfläche, da ich bei meiner Versuchsanordnung während einer Unruheperiode immer nur äusserst geringe Veränderungen in der exponierten Körperoberfläche der Versuchstiere beobachten konnte.

In den Darstellungen der Einzelmessungen wurde die Unruhe der Versuchstiere jeweilen durch kleine Kreuze längs der Kurve der Rektaltemperatur angegeben. Je dichter die Kreuze aufeinanderfolgen, um so stärker war die Erregtheit des Nestlings. Zur Präzisierung des Begriffs Unruhe möchte ich noch hinzufügen, dass sich diese nicht allein in lebhaften Bewegungen des Kopfes und der Beine äusserte, sondern meistens auch noch von Piepsen begleitet war.

Die Zusammenstellung aller Beobachtungen über die Auswirkungen der Unruhe führten zu folgenden Ergebnissen. In den ersten drei Tagen der Postembryonalzeit scheint die Körpertemperatur der Nestlinge gegen äusserlich sichtbare Aktivität ziemlich unempfindlich zu sein. Ich konnte wenigstens in dieser Periode keine eindeutigen, durch die Unruhe bewirkte Veränderungen der Körpertemperatur feststellen. Es sind darum in Fig. 2 keine grösseren Schwankungen der Rektaltemperatur zu erkennen ausser denjenigen, die durch Veränderungen der Aussentemperatur bedingt sind, trotzdem sich der Nestling nicht immer ruhig verhalten hat. Auch am 4. Tag ist der Einfluss der Unruhe im allgemeinen noch gering.

Mit zunehmendem Alter, vom 4. Tage an, steigt die Einwirkung der Unruhe auf die Körpertemperatur der Wellensittiche. Die Unruhe beginnt somit erst in der Zeit, in welcher die Entwicklung der Temperaturregulation rasch zunimmt, einen Einfluss auf die Höhe der Körpertemperatur auszuüben.

Bei einer Thermostatentemperatur von 37 ° konnte nie eine Senkung der Rektaltemperatur als Folge einer äusserlich sichtbaren Unruhe beobachtet werden. Im Gegenteil, Unruhe bewirkte bei dieser hohen Aussentemperatur stets eine Temperatursteigerung (Fig. 6, 10). Bei 22 ° konnte ich dagegen feststellen, dass die Unruhe vom 4. Tage an meistens einen deutlichen Abfall der Rektaltemperatur zur Folge hatte und bis gegen Ende der Nestzeit nie eine Temperatursteigerung bewirkte. Zwischen 37 ° und 22 ° muss also eine indifferente Temperaturzone liegen, in welcher die Unruhe weder eine Temperatursteigerung noch eine Temperatursenkung zur Folge haben kann.

Am 4. und 8. Tag konnte noch bei 34 ° eine Senkung der Körpertemperatur durch Unruhe konstatiert werden. Am 8. Tag war dieser Abfall allerdings nur noch klein. Dagegen wurde bei einem Nestling am 7. Tag zu Beginn des Versuchs bei 34 ° Thermostatentemperatur eine abnormal hohe Rektaltemperatur gemessen. Dieser hohe Wert deutet darauf hin, dass eine starke Erregung, wie sie als Folge des Steckens des Thermoelementes meistens zu beobachten ist, eine Steigerung der Körpertemperatur bei 34 ° Thermostatentemperatur bewirken kann. In der Zeit zwischen dem 7. und 8. Tag ist demnach der Einfluss der Unruhe bei 34 ° nicht eindeutig. Am 10. und 11. Tag verursachte das Strampeln des Versuchsvogels bei 34 ° Aussentemperatur regelmässig einen Anstieg in der Rektaltemperatur. Im allgemeinen sassen jedoch die Versuchstiere bei dieser Temperatur ruhig. Erst bei niedrigeren Temperaturen begannen sie des öfteren zu strampeln und zu piepsen. In Fig. 4, welche die Messung eines 6tägigen Nestlings darstellt, ist bei einer Thermostatentemperatur von 27 ° — 28 ° eine deutliche Senkung der Rektaltemperatur infolge Unruhe zu erkennen. Bei 30 ° konnte am 10., 11. und 12. Tag keine Aenderung der Körpertemperatur als Folge des Unruhigseins beobachtet werden. Es scheint also, dass am 10. bis 12. Tag die indifferente Zone, in welcher die Muskeltätigkeit weder eine Temperatursteigerung noch eine Temperatursenkung bewirkt, ungefähr bei 30 ° liegt. Unterhalb 30 ° resultierte aus äusserlich sichtbarer Unruhe in diesem Alter stets ein Absinken der Temperatur (Fig. 11). Erst bei einem Nestling von 34 Tagen, also ganz am Ende der Nestzeit, konnte auch bei einer Aussentemperatur von 22 ° während des unruhigen Verhaltens ein schwaches Ansteigen der Rektaltemperatur um 0,1 ° festgestellt werden.

Aus den obigen Beobachtungen geht hervor, dass mit zunehmendem Alter die Muskeltätigkeit bei im-

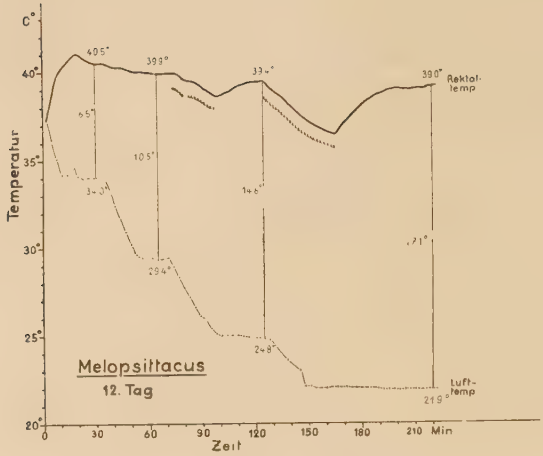

Fig. 11

mer niedrigeren Lufttemperaturen einen Anstieg der Temperatur des Nestlings verursachen kann. Einen Zusammenhang zwischen der Ausbildung des Federkleides als Wärmeschutz und der Auswirkung der Aktivität auf die Körpertemperatur (Groebbels 1932), konnte ich nicht konstatieren, denn auch nachdem das zweite Dunenkleid am 11., 12. und 13. Tag als Wärmeschutz wirksam geworden war, resultierte aus der Unruhe bei Aussentemperaturen, die unterhalb 30 ° lagen, eine eindeutige Senkung der Rektaltemperatur (Fig. 5, 11).

Eine Abkühlung des Versuchsraumes, der eine Zeitlang auf der gleichen Temperaturhöhe gehalten worden war, bewirkte sehr oft eine spontane Aktivität bei den Nestlingen (Fig. 3, 4, 5, 11). Sie begannen zu strampeln und zu piepsen, vor allem bei Abkühlungen unterhalb 30 °. Ungefähr am 10. Tag waren die Nestlinge ganz besonders empfindlich gegen Abkühlungen der Umgebungstemperatur zwischen 30 ° und 20 °, so dass es für mich auf dieser Altersstufe sehr schwierig war, bei tieferen Temperaturen gute Messungen zu erhalten. Schon Pembrey (1894) fiel auf, dass die Abkühlung der Aussentemperatur oft eine spontane Aktivität bei jungen Vögeln und Säugern hervorruft. Er scheint jedoch anzunehmen, dass diese Aktivität für die Erhaltung der Wärmeregulation wichtig sei. Diese Ansicht kann ich für den Wellensittich nicht teilen, denn bei Unruhe fällt die Körpertemperatur rascher als im Ruhezustand.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass die Auswirkungen des unruhigen Verhaltens der Nestlinge vom Standpunkt der Temperaturregulation sehr unzweckmässig erscheinen. Die Temperaturregulation strebt die Erhaltung einer konstanten Körpertemperatur

an. Die Aktivität der Nestlinge dagegen bewirkt bei hohen Aussentemperaturen meistens eine Steigerung und bei niedrigen Temperaturen im allgemeinen eine Senkung der Körpertemperatur. Ich vermutete deshalb, dass dem Unruhigsein im Nestverbande ein biologischer Wert zukommen könnte und versuchte dies nachzuprüfen.

Um die Zweckmässigkeit des Unruhigseins im Nest beurteilen zu können, beobachtete ich das Verhalten einer ganzen Brut von Wellensittichjungen im Thermostaten bei verschiedenen Temperaturen. Diese Versuche wurden mit 4 Jungen ausgeführt, welche 5, 7, 10 und 13 Tage alt waren. Die Temperaturregulation dieser Nestlinge war somit sehr verschieden weit entwickelt. Messungen der Körpertemperatur wurden während dieser Versuche nicht ausgeführt, um das Verhalten der Tiere nicht zu stören. Die Beobachtung der 4 Jungen, die in einer Holzschale sassen, die ungefähr der Nestmulde im Nistkasten entsprach, ergab folgende Bilder:

Nach dem Einsetzen in den Thermostaten, dessen Temperatur zwischen 37 ° und 38 ° schwankte, wurden die Nestlinge bald ziemlich unruhig. Alle atmeten heftig. Am ausgeprägtesten war die Erregtheit beim ältesten, bei welchem auch das Hacheln zuerst einsetzte. Die Jungen wichen auseinander, so dass zuletzt jedes für sich allein, den Kopf nach aussen gegen den Schalenrand gewendet, in der Nestmulde sass. Am spätesten war das Auseinanderweichen bei den beiden jüngsten zu beobachten. Dieses Auseinanderweichen der Nestlinge in der Hitze bewirkt eine zweckmässige Vergrösserung ihrer exponierten Körperoberfläche und damit eine Steigerung der Wärmeabgabe durch die Haut. Das unruhige Verhalten der Jungen hatte somit eine zweckmässige Lageveränderung im «Nest» zur Folge. Später, nachdem diese Lageveränderung vollzogen war, sassen alle ziemlich ruhig in der Schale, die beiden ältesten fast ständig hachelnd, während bei den jüngern das Hacheln nur zeitweise beobachtet werden konnte. Bei 34 ° Thermostatentemperatur hatte sich die Lage der Jungen nur unwesentlich verändert. Das Hacheln hörte allmählich auf. Erwartungsgemäss hielt es beim ältesten am längsten an.

Bei 30 ° Lufttemperatur begannen die Nestlinge ihre Stellung in der Nestmulde wieder zu verändern. Sie verliessen ihre isolierten Positionen und legten sich zu einem Knäuel zusammen. Diese Tendenz des Zusammenkuschelns trat bei den zwei jüngern Nestlingen zuerst deutlich zutage. Der älteste ging am längsten seine eigenen Wege. Er bewegte sich am Rande der Schale hin und her. Das Zusammendrängen der Jungen wurde dann bei 27 ° — 28 ° Lufttemperatur noch ausgeprägter. Die Jungen legten in der Mitte die Köpfe übereinander. Das Jüngste versuchte sich ständig durch

auffallende Stemmbewegungen mit den Beinen unter die andern zu drängen. Bei weiterer Abkühlung der Aussentemperatur änderte sich an diesem Gesamtbilde nicht mehr viel. Das will aber nicht heissen, dass sich die Jungen ruhig verhielten. Ständig war der Knäuel der Nestlinge in Bewegung. Sie änderten fortwährend ihre Lage gegeneinander. Vom jüngsten war meistens nur ein Teil des Kopfes oder des Bürzels zu sehen.

Durch das Zusammenkuscheln in der Kälte erreichen die Nestlinge eine Verminderung ihrer äussern, wärmeabgebenden Oberfläche, die eine Herabsetzung der Wärmeabgabe zur Folge haben muss. Auch in diesem Falle bewirkt das unruhige Verhalten eine zweckmässige Lageveränderung der Jungen gegeneinander.

Eine Wiederholung dieses Versuches ergab dieselben Bilder. In der Hitze wichen die Jungen auseinander. In der Kälte drängten sie sich zusammen.

Diese Beobachtungen zeigen wie das Verhalten der Nestlinge, das für das Einzelindividuum sinnlos erscheint, im Nest im Zusammenwirken mit den andern Jungen äusserst sinnvoll wird. Die hier aufgeführten Beobachtungen werden übrigens den Ornithologen nichts Neues bedeuten, da bei jungen Singvögeln, besonders bei Rabenvögeln oft ein ähnliches Verhalten beobachtet werden kann.

4. Einfluss der Körper- und der Aussentemperatur auf die Atemfrequenz.

a) Das Hacheln.

Bei 37 ° Thermostatentemperatur und einer mittleren Luftfeuchtigkeit von 70% tritt die Atemtätigkeit als Regulationsmechanismus in Erscheinung. Bei dieser ungewohnt hohen Temperatur werden die Versuchstiere oft unruhig. Wie schon erwähnt wurde (S. 31), ist die Unruhe in diesem Falle für den einzelnen Nestling sehr unzweckmässig, denn sie bewirkt bei dieser Aussentemperatur immer eine Steigerung der Körpertemperatur, die sehr bedeutend werden kann. Das Hacheln setzt dann ganz plötzlich, schockartig ein. Der Kopf schnellt zurück, der Schnabel wird geöffnet, und es folgt nun ein rasches, stossweises Atmen mit sichtbarer Kopfbewegung bei jedem Atemzug. Zuerst sind es nur wenige Hachelzüge hintereinander, welche die normale Atmung unterbrechen. Besonders jüngere Nestlinge hacheln ganz selten anhaltend bei 37 °. Je höher die Körpertemperatur steigt, um so rascher wird das Hacheltempo. Es ist eine deutliche Abhängigkeit des Hachelns von der Körpertemperatur zu erkennen, die sich ausser der Frequenzsteigerung vor allem auch in einer Ausdehnung der Hachelperioden gegenüber der Normal-

atmung äussert. Die Untersuchungen über das Hacheln der Tauben von von Saalfeld (1933) haben den Zusammenhang zwischen der Hachelfrequenz und der Körpertemperatur klar bewiesen. Mit steigender Körpertemperatur nimmt auch das Hacheltempo zu. Nach dem Erreichen eines Maximums fällt es bei noch weiterer Erhöhung der Körpertemperatur rasch ab, worauf der Wärmetod eintritt.

Bei einer Aussentemperatur von 37 ° bis 38 ° betrug die Zahl der Hachelzüge beim Wellensittich 185 bis 300 in der Minute. Der gewöhnliche Atemrhythmus zwischen den Hachelzeiten war nicht immer gut festzustellen, da meistens die Atembewegungen nur schwach sichtbar waren. In den wenigen Fällen, in welchen die Frequenz der Normalatmung zwischen dem Hacheln sicher bestimmt werden konnte, betrug sie zwischen 72 und 120 Atemzügen in der Minute (Tab. II). Die Geschwindigkeit des Hachelns übersteigt somit die Frequenz der Normalatmung unter den gleichen Aussenbedingungen um mehr als das Doppelte.

Der Zeitpunkt des ersten Auftretens des Hachelns in der Ontogenese hängt eng mit der Entwicklung der Temperaturregulation zusammen. Das Hacheln konnte erst vom 6. Tage an bei 37 ° bis 38 ° Thermostatentemperatur beobachtet werden, also zu einer Zeit, da die Körpertemperatur der Nestlinge bei diesen Aussenbedingungen schon in den Regulationsbereich des Adulten gelangt ist.

Der Beginn des Hachelns ist stark von der Erregtheit des Vogels abhängig. Ist dieser unruhig, so nimmt die Körpertemperatur rasch zu, und das Hacheln tritt erst spät ein. Die Unruhe verunmöglicht das Hacheln. Während den Hachelperioden sitzt der Vogel immer ruhig. Je stärker und anhaltender das Hacheln wird, um so mehr wird das Unruhigsein als Faktor der Temperatursteigerung zurückgedrängt. Das Hacheln kann dann ein Absinken der Körpertemperatur bewirken. Dieses Absinken ist in den Fig. 6, 7 und 11 deutlich zu erkennen.

In den meisten Fällen trat das Hacheln erst bei einer gewissen Hyperthermie ein. In zwei Fällen, bei einem 22- und einem 24tägigen Nestling begann es jedoch schon gleich nach dem Einsetzen in den Thermostaten, bevor die Körpertemperatur stark ansteigen konnte. In allen Fällen aber konnte das Hacheln zur Aufrechterhaltung einer vollständigen Homoiothermie bei 37 ° Aussentemperatur nicht genügen, sondern nur zur Verhinderung einer weiteren Ueberhitzung des Körpers dienen.

Es ist offensichtlich, dass bei höheren Temperaturen das Atemsystem bei der Temperaturregulation eine wichtige Rolle spielt, indem es für eine vermehrte Wärmeabgabe zu sorgen hat. Die abkühlende Wirkung des Hachelns beruht einmal auf einer ge-

steigerten Wasserverdunstung im Respirationssystem, dann auch auf der vermehrten trockenen Wärmeabgabe, die durch die Steigerung des Minutenvolumens der Atmung zur Erwärmung der Inspirationsluft notwendig ist, solange die Lufttemperatur nicht über die Körpertemperatur steigt. Die Messungen von Kendeigh (1939) ergaben einen steilen Anstieg der Wasserdampfausscheidung bei Lufttemperaturen oberhalb 38 ° bei einer mittleren Luftfeuchtigkeit von 8% bis 16%.

Beim Studium des Zusammenhangs zwischen der Atemtätigkeit und der Temperaturregulation tauchte auch die in der Literatur oft zitierte Frage nach der Bedeutung der Luftsäcke für die Wärmeregulation auf. Viele Autoren (Soum 1895, Victorow 1909, Wetmore 1922, Kendeigh und Baldwin 1928, Groebbels 1928, u. a.) betrachten es als gesichert, dass hauptsächlich in den Luftsäcken der für die Wärmeregulation wichtige Wärmeaustausch stattfindet. Andere dagegen (Baer 1896, Schulze 1910) bestreiten eine grössere Wärmeabgabe in den Luftsäcken aufs Entschiedenste. Die Experimente von Soum (1895) und Victorow (1909) können nicht als eindeutig beweisend für die Annahme eines geregelten Wärmeaustausches in den Luftsäcken betrachtet werden, da aus diesen Versuchen nicht klar hervorgeht, ob die Luftsäcke selbst den Ort der regulierten Wärme- und Wasserdampfabgabe darstellen, wie die Autoren glauben. Es wäre auch denkbar, dass sie nur indirekt, indem sie eine rasche Veränderung des Atemmodus ermöglichen, an der Regulation durch das Atemsystem teilnehmen. Experimente, die diese Frage einwandfrei entscheiden könnten, stehen meines Wissens noch aus.

b) Atemfrequenz bei Normalatmung.

Obgleich keine eigenen Stoffwechseluntersuchungen an Vögeln vorliegen, können doch aus der Höhe der Körpertemperatur über der Umgebungstemperatur und aus der Atemfrequenz bei normaler Atmung einige Schlüsse über die Veränderungen des Umsatzes gezogen werden. Bei verschiedenen adulten Vögeln, bei Körner- wie bei Weichtierfressern, konnte Groebbels (1928) eine Gesetzmässigkeit zwischen der Atemfrequenz und dem Stoffwechsel feststellen. Er fand für die verschiedenen Körnerfresser einen annähernd gleichen Sauerstoffverbrauch pro 100 Gramm Tier und Atemzug. Das Sinken der Aussentemperatur, das eine Steigerung des Stoffwechsels als wärmeregulatorische Massnahme zur Folge hat, muss also auch eine Erhöhung der Atemfrequenz bewirken.

Die Beobachtungen an Nestlingen des Wellensittichs zeigten mit zunehmender Entwicklung der Temperaturregulation auch ein deutliches Ansteigen der Abhängigkeit der Atemfrequenz von der Aussentemperatur. Aus den Atemfrequenzmessungen, die in Tab. II

Tabelle II: Melopsittacus undulatus

Abhängigkeit der Atemfrequenz von der Aussentemperatur

Alters-tag	Luft-temperatur	mittlere Körper-temperatur	mittlere Atem-frequenz	Anzahl der Messungen
5.	37°	40,2°	85,5	2
	29°	34,7°	74	4
	22°	25,5°	75	4
9.	37°	(41,1°)*	(295)*	2
		41,3°	110	2
	29°	39,0°	105,5	4
	22°	34,3°	160	5
11.	37°	(41,7°)*	(200)*	2
		41,35°	72	2
	34°	41,1°	60	1
	30°	39,7°	98	2
	21—22°	38,0°	176	2
25.	37°	(42,15°)*	(260)*	2
	34°	40,8°	85	1
	32°	40,6°	67	1
	26°	40,2°	90	1
	21—22°	40,0°	115	2
adult	37—38°	(43,1°)*	(216)*	7
	29°	41,5°	65	4
	20,5°	41,8°	83	2

* () = Wellensittich hachelnd

zusammengestellt sind, geht hervor, dass das Atemtempo am 5. Postembryonaltag mit dem Absinken der Aussentemperatur nur eine geringe Aenderung erfährt. Es ist naheliegend, dieses Ergebnis mit der in diesem Alter noch sehr mangelhaft entwickelten Temperaturregulation in Zusammenhang zu bringen. Hingegen bei Nestlingen vom 9., 11. und 25. Tag, sowie beim adulten Wellensittich durchläuft die Atemfrequenz zwischen 29 ° und 34 ° Lufttemperatur ein Minimum und nimmt ober- und unterhalb dieses Temperaturraumes zu. Dieses Minimum der Atemfrequenz fällt wahrscheinlich mit dem Stoffwechselminimum in der «metabolisch indifferenten» Zone zusammen. Oberhalb 34 ° ist schon vor dem Eintreten des Hachelns ein langsamer Anstieg der Atemfrequenz zu beobachten. Die bedeutendsten Steigerungen des Atemtempos bei tieferen Temperaturen konnte ich am 9. und 11. Tag beobachten. Beim 24tägigen Nestling war die Zunahme des Atemtempos zwischen 32 ° und 21,5 ° Lufttemperatur schon bedeutend geringer, aber immer noch grösser als beim Adulten.

Wenn auch beim Nestling zwischen Stoffwechsel und Atemfrequenz ein quantitativer Zusammenhang bestehen würde, so könnte man aus diesen Atemfrequenzmessungen schliessen, dass der Stoffwechsel des Wellensittichs während der Nestlingszeit, ca. am 11. Tag, bei 22 ° Lufttemperatur ein Maximum erreicht und nachher mit der Vervollkommnung des Federkleides und der fortschreitenden Entwicklung der physikalischen Wärmeregulation wieder abnimmt. Das Auftreten eines solchen Stoffwechselmaximums im Verlaufe der postembryonalen Entwicklung konnten Groebbels (1928), Ginglinger und Kayser (1929), Riddle, Nussmann und Benedict (1932) bei der Taube feststellen. Kendeigh (1939) fand dagegen bei *Troglodytes* ein ständiges Anwachsen des Umsatzes bis gegen das Ende der Nestzeit ohne die Ausbildung eines deutlichen Maximums.

Trotzdem vorläufig nur spärliche Untersuchungen über die Abhängigkeit der Atemfrequenz von der Aussentemperatur vorliegen, so wollte ich doch nicht unterlassen, auf den auch beim Nestling schon möglichen Zusammenhang zwischen Stoffwechsel und Atemfrequenz hinzuweisen.

B. Entwicklung der Temperaturregulation beim Neuntöter.

Das für die Entwicklung der Temperaturregulation beim Wellensittich Gesagte gilt in den Hauptzügen auch für die Nestlinge des Neuntöters und des Wendehalses, so dass ich glaube, auf eine detaillierte Beschreibung der Einzelmessungen verzichten zu können. Speziell sollen jedoch die Unterschiede zwischen den einzelnen Vogeltypen hervorgehoben werden.

1. Körpertemperatur und Lufttemperatur.

In Fig. 8 b wurden diejenigen Kurven der Temperaturdifferenz zwischen Rektal- und Lufttemperatur ausgesucht, die in der Entwicklung der Temperaturregulation ungefähr den für den Wellensittich in Fig. 8 a angegebenen entsprechen, um damit eine Vergleichsmöglichkeit zu schaffen.

Dem Temperaturverhalten des 4. Tages beim Wellensittich entspricht beim Neuntöter ungefähr das Mittel zwischen dem 3. und 5. Tag. Die Temperaturregulation wäre somit in diesem Alter bei beiden Nestlingen annähernd gleich entwickelt. Leider besitze ich für den Neuntöter keine Messung vom 4. Tag, welche diese Gleichheit direkt belegen könnte.

Nach dem 5. Tag entwickelt sich die Temperaturregulation beim Neuntöter rascher als beim Wellensittich. Am 6. und 7. Tag ist sie besonders bei den tieferen Temperaturen schon etwas weiter fortgeschritten als beim Wellensittich am 7. respektive 10. Tag. Schon am 9. Tag ist die Körpertemperatur des Neuntöternestlings weitgehend unabhängig von der Aussentemperatur im untersuchten Temperaturbereich. Der 9. Tag beim Neuntöter würde demnach annähernd dem 11. Tag beim Wellensittich entsprechen. Die Hauptentwicklungsperiode der Temperaturregulation ist jedoch beim Neuntöter am 9. Tag noch nicht vollständig abgeschlossen. Die Rektaltemperatur steigt bei den tieferen untersuchten Temperaturen bis zum 11. Tag noch um mehr als 1 ° an.

Deutlich ist aus Fig. 8 b zu ersehen, dass auch beim Neuntöter die Homoiothermie zuerst bei höheren Temperaturen erreicht wird. Erwähnen möchte ich noch, dass in den Kurven der Differenz zwischen der Körper- und der Lufttemperatur für den Neuntöter (Fig. 8 b) die täglichen Maxima der Temperaturunabhängigkeit nicht so deutlich ausgeprägt sind wie beim Wellensittich. Die grösste Differenz zwischen Körper- und Lufttemperatur beträgt am 5. Tag ungefähr 6,1 ° bei 31 ° Aussentemperatur, am 6. Tag 8,9 ° zwischen 26 ° und 28 ° Umgebungstemperatur. Am 7. Tag wird die maximale Temperaturdifferenz, die zwischen Rektum und Luft möglich ist, erst bei einer Aussentemperatur erreicht, die unterhalb der tiefsten untersuchten liegt.

Die Kurve vom 28.—31. Tag zeigt bei 30 ° einen scharfen Knick, der punktiert eingezeichnet wurde. Die Temperaturpunkte, die oberhalb und unterhalb dieses Knickes gemessen wurden, stammen von verschiedenen Messungen. Diese Unregelmässigkeit im Verhalten der Körpertemperatur deutet wieder darauf hin, wie abhängig die Körpertemperatur von den innern Bedingungen des Versuchstieres ist (Erregungszustand, Verdauungstätigkeit).

2. *Körpertemperatur bei verschiedenen konstanten Aussenbedingungen.*

Wie das Kurvenbild der Rektaltemperatur bei 22 ° zeigt (Fig. 9 b, I), findet der bedeutendste Sprung in der Entwicklung der Temperaturunabhängigkeit zwischen dem 5. und 7. Tag statt. Jedoch schon zwischen dem 2. und 5. Tag steigt die Rektaltemperatur bei 22 ° Umgebungstemperatur ziemlich steil von 23,1 ° auf 25,9 ° an. Nach dem 7. Tag nimmt die Steigung der Temperaturkurve wieder etwas ab. In der Zeit vom 7. bis zum 11. Tag wird jedoch die Rektaltemperatur immer noch um 4,1 ° von 35,9 ° auf 40,0 ° erhöht. Von diesem Zeitpunkte an bis zum Ausfliegen ist nur noch ein schwaches Anwachsen der Körpertemperatur zu verzeichnen. Die Temperaturen der Jungvögel, die am 28.—31. Alterstage gemessen wurden, lagen im Mittel ungefähr 0,5 ° höher als vor dem Ausfliegen. Dieses Ergebnis deutet darauf hin, dass während der Nestzeit die definitive Körpertemperatur noch nicht vollkommen erreicht wird.

Bei einer Aussentemperatur von 29,5 ° (Fig. 9 b, II) steigt die Rektaltemperatur zwischen dem 3. und 7. Tag ziemlich gleichmässig von 32,2 ° auf 39,6 ° an. Nach dem 7. Tag ist die Zunahme der Körpertemperatur bei der gleichen Lufttemperatur nur noch gering. Am 11. Tag liegt die Rektaltemperatur bei 22 ° nur noch um 0.5 ° tiefer als bei 29.5 °, ein Zeichen, dass in diesem Temperaturraume weitgehende Homoiothermie herrscht, die in der Folgezeit noch vervollkommnet wird.

Ueber die Entwicklung der Temperaturregulation bei 37 ° Thermostatentemperatur (Fig. 9 b, III) liegen nur einige wenige Messungen für die erste Hälfte der Postembryonalperiode und den 28.—31. Tag vor. Da sich die Versuchstiere bei dieser hohen Aussentemperatur immer sehr erregt benahmen, wodurch auch die Höhe des Niveaus der Körpertemperatur stark beeinflusst wurde, verzichtete ich auf weitere Messungen, welche die Untersuchungsdauer nur unnötig ausgedehnt hätten, ohne sichere Resultate zu liefern. Die Variabilität der Rektaltemperatur bei 37 ° ist aus den Messpunkten vom 6., 7. und 9. Tag in Fig. 9 b deutlich zu erkennen. Aus den spärlichen Messungen lässt sich über die Entwicklung der Temperaturregulation bei 37 ° nichts Definitives sagen. Wichtig scheint mir jedoch, dass auch der flügge Jungvogel (31. Tag) bei einer Aussentemperatur von 37,3 ° und einer relativen Luftfeuchtigkeit von 70% noch imstande ist, seine Körpertemperatur zu regulieren, wenn auch eine vollständige Homoiothermie zwischen 35 ° und 37 ° Aussentemperatur nicht mehr gewahrt bleibt (Fig. 8 b). An einem 30tägigen Nestling wurde unter den eben beschriebenen Bedingungen eine Rektaltemperatur von 42,15 ° gemessen.

Beim Neuntöter wird das Federkleid ganz allmählich als Wärmeschutz wirksam. Wir finden deshalb in der Kurve der Rektaltemperatur des Neuntöters bei 22 ° keine derart sprunghafte Veränderung wie beim Wellensittich zwischen dem 10. und 11. Tag beim Wirksamwerden des zweiten Dunenkleides als Wärmeschutz.

C. Entwicklung der Temperaturregulation beim Wendehals.

1. Körpertemperatur und Lufttemperatur.

In Fig. 8 c wurde auch für den Wendehals das Verhalten der Rektaltemperatur bei veränderlicher Aussentemperatur für diejenigen Altersstufen zur Darstellung gebracht, die in bezug auf die Entwicklung der Temperaturregulation den für den Wellensittich dargestellten Stufen annähernd entsprechen. Ein Vergleich zwischen Fig. 8 c und Fig. 8 a zeigt, dass die Hauptentwicklung der Thermoregulation beim Wendehals etwas später erfolgt als beim Wellensittich. Besonders deutlich wird der Unterschied zwischen dem 5. und 10. Tag. Am 11.—12. Tag ist nur noch eine geringe Abhängigkeit der Körpertemperatur von der Aussentemperatur zwischen 21,4 ° und 34,6 ° zu konstatieren.

Aus Fig. 8 c kann man erkennen, dass auch beim Wendehals für die verschiedenen Altersstufen zu Beginn der Hauptentwicklungsperiode der Temperaturregulation immer eine Aussentemperatur besteht, bei welcher die Unabhängigkeit der Körpertemperatur von der Lufttemperatur ein Maximum erreicht, und unterhalb welcher die Fähigkeit der Temperaturregulation abnimmt. Dieses Tagesmaximum der Temperaturdifferenz zwischen Rektal- und Lufttemperatur wird im Verlaufe der Entwicklung immer grösser und verschiebt sich nach immer tieferen Aussentemperaturen. Am 5.—6. Tag beträgt es 4,6 ° bei 30 ° Umgebungstemperatur, am 8.—9. Tag 9,0 ° und am 10. Tag 12,4 ° bei 27 ° — 30 ° resp. 25 ° — 26 ° Aussentemperatur.

Auffallend bei den Messungen am Wendehals war das unregelmässige Verhalten der Körpertemperatur bei Thermostatentemperaturen zwischen 34 ° und 37 °. Es scheint, dass die Nestlinge des Wendehalses gegenüber höheren Temperaturen viel empfindlicher sind als die Wellensittich- und Neuntöterjungen. Das unruhige Verhalten der Tiere bewirkte beträchtliche Steigerungen der Körpertemperatur. Die höchste Rektaltemperatur mass ich an einem 8tägigen Nestling mit 43,35 ° bei 37 ° Thermostatentemperatur. Die Rektaltemperatur stieg immer noch steil an, als ich diesen Nestling aus dem Thermostaten herausnahm. Nach jeder Unruheperiode atmete er sehr heftig mit offenem Schnabel. Die Atemfrequenz, die in der Minute zwischen 80 und 134 Atemzügen betrug, war zwar nicht sehr stark gesteigert, aber die Anstrengung, die diese Atmung für den Vogel bedeutete, war ganz offensichtlich.

Zeitweise wurden bei jedem Atemzug die cervikalen Luftsäcke in der Halsgegend gebläht. Am folgenden Tag fand ich diesen Nestling mit stark aufgeblähter Kopf- und Halsgegend im Nistkasten. Die abnorme Atmung bei 37 ° Thermostatentemperatur hatte wahrscheinlich zu einem Luftsackbruch geführt, und die unter der Haut ausströmende Luft bildete ein Luftkissen zwischen Kopfhaut und Schädel und blähte den Hals auf. Der junge Wendehals atmete sehr mühsam, schnappend und konnte nicht mehr schlucken. Den ganzen Schnabel fanden wir voll Ameisenpuppen. Anstechen der Kopfhaut und Einführen einer feinen Glaskanüle, durch welche die Luft ausströmen konnte, erleichterte dem Nestling das Atmen und ermöglichte den Schluckakt wieder. Schon nach kurzer Zeit erholte er sich wieder vollständig und wurde dann im Laboratorium weiter aufgezogen.

Nachdem ich diese Hitzeempfindlichkeit der Wendehalsnestlinge festgestellt hatte, vermied ich es, die Nestlinge Aussentemperaturen auszusetzen, die über 35 ° lagen, um damit die wenigen mir zur Verfügung stehenden Versuchstiere zu schonen.

Die höchste Atemfrequenz, die ich bei Aussentemperaturen zwischen 31 ° und 37 ° beobachtete, betrug 150 Atemzüge in der Minute, gegenüber 300 beim Wellensittich. Die Steigerungsmöglichkeit der Atemtätigkeit scheint demnach bei den Wendehalsjungen nur sehr beschränkt zu sein. Dies dürfte die Ursache oder eine der Ursachen des frühen Versagens der Temperaturregulation bei höheren Umgebungstemperaturen sein.

2. Körpertemperatur bei verschiedenen konstanten Aussenbedingungen.

In den beiden ersten Tagen der Postembryonalperiode beträgt die Erhöhung der Rektaltemperatur bei 22 ° Aussentemperatur (Fig. 9c, I) nur 0,2 °. Vom 3. Tage an nimmt die Steigung der Kurve der Rektaltemperatur allmählich zu. Zwischen dem 3. und 6. Tag steigt die Rektaltemperatur um 1,8 ° von 23,2 ° auf 25,0 °, und bis zum 10.—11. Tag beträgt die Zunahme weitere 13,4 °. Die Messung vom 7. Tag fällt etwas aus der Kurve heraus. Das Kurvenbild lässt vermuten, dass ein aus mehreren Messungen dieser Altersstufe gewonnener Mittelwert ca. 0,8 ° höher liegen würde. In der Zeit vom 14. bis zum 18. Tag konnte nur noch eine geringe Erhöhung der Rektaltemperatur um 0,3 ° von 39,7 ° auf 40,0 ° konstatiert werden. Für die Zeit zwischen dem 11.—12. und dem 14. Tag liegt leider keine Messung vor. Aus dem Verlauf der Kurve vor dem 11.—12. Tag und aus dem Vergleich mit den Temperaturkurven der übrigen untersuchten Vogelarten glaube ich schliessen zu dürfen, dass die Hauptentwicklungsperiode der Temperaturregulation ungefähr am 12.—13. Tag abgeschlossen ist. Der

bedeutendste Anstieg der Rektaltemperatur fällt somit in die Zeit zwischen dem 6. und 12.—13. Tag. Er erfolgt also etwas später als bei Wellensittich und Neuntöter. Messungen von Jungvögeln nach dem Flüggewerden, sowie von Adulten fehlen, so dass es mir nicht möglich ist, abzuschätzen, wieweit die definitive Körpertemperatur schon im Nest erreicht wird.

Die Kurve der Rektaltemperatur bei 29,5 ° (Fig. 9 c, II) weist starke Schwankungen auf, die zur Hauptsache durch unruhiges Verhalten der Versuchstiere verursacht wurden. Der Hauptanstieg der Körpertemperatur bei dieser Lufttemperatur liegt zwischen dem 3. und 10. Tag. In diesem Zeitraume wurde das Niveau der Rektaltemperatur um 9,6 °, von 30,5 ° auf 40,1 ° gehoben. Vom 14. Tage an herrscht im Temperaturraum von 22 ° bis 29,5 ° annähernd Homoiothermie.

Bei 37 ° Thermostatentemperatur (Fig. 9 c, III) lässt sich vom 1. bis zum 7. Tag ein ziemlich konstanter Anstieg der Temperatur von 38,1 ° auf 41,3 ° verfolgen. Nach dem 7. Tag beginnen jedoch bei hohen Aussentemperaturen die starken Schwankungen der Rektaltemperatur. Aus den früher schon angeführten Gründen führte ich nach dem 10. Tag bei 37 ° keine Temperaturmessungen mehr durch.

D. Beobachtungen zur Entwicklung der Temperaturregulation von Nestflüchtern beim Schlüpfen.

Eingehende Untersuchungen über die Entwicklung der Temperaturregulation der Nestflüchter konnte ich in der Literatur nicht finden. Pembrey, Gordon und Warren (1894), Leichtentritt (1919), Ginglinger und Kayser (1929) haben wohl Stoffwechseluntersuchungen beim Hühnchen ausgeführt, aber das genaue Verhalten der Körpertemperatur bei verschiedenen Aussentemperaturen ist nur ungenügend bekannt. Sehr verbreitet ist die Ansicht, dass die ganze Genese der Temperaturregulation bei den Nestflüchtern schon vollständig im Ei verlaufe und die Jungen als Homoiotherme ausschlüpfen. Im Folgenden soll darum der Entwicklungszustand der Temperaturregulation im Schlüpfmoment anhand einiger Angaben aus der Literatur und eigener Beobachtungen kurz diskutiert werden.

Leichtentritt (1919) erwähnt, dass die Körpertemperatur des frischgeschlüpften Hühnchens bei 14 ° Lufttemperatur nicht mehr konstant gehalten werden könne, sondern mit einer gleichzeitigen Abnahme des Stoffwechsels bis gegen 20 ° absinke. Die untere kritische Temperatur für das frischgeschlüpfte Hühnchen muss demnach oberhalb 14 ° liegen. Die Körpertemperatur, die 34 ° bis 36 ° betragen soll bei Lufttemperaturen zwischen 19,6 ° und 28,2 °, deutet auch nicht auf eine vollständige Homoiothermie

hin, da die Temperaturen des adulten Huhnes von Loer (1909) für das Männchen mit 41,59 ° und für das Weibchen mit 41,88 ° angegeben werden, und nach Simpson und Galbraith (1905) betragen die Werte für das Männchen 40,87 ° bis 41,94 ° und für das Weibchen 40,82 ° bis 41,87 °. Auch Ginglinger und Kayser erwähnen beim Hühnchen einen Temperaturabfall von 3,1°, der innert eineinhalb Stunden bei einer Aussentemperatur von 18 ° eingetreten ist.

Eigene Messungen an zwei Wachteln *(Coturnix c. coturnix L.)* zeigten, dass die Entwicklung der Temperaturregulation nach dem Schlüpfen noch sehr unvollkommen ist. Dazu muss jedoch noch gesagt werden, dass die Wachtel als der kleinste einheimische

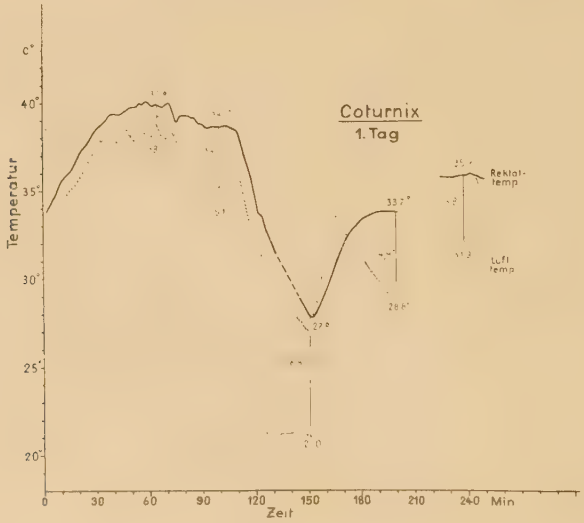

Fig. 12

Nestflüchter ein ungünstigeres Verhältnis der Oberfläche zum Volumen aufweist als die übrigen Nestflüchter. Zudem besitzt die Wachtel eine für einen Hühnervogel sehr kurze Brutzeit von 16½–17 Tagen (Heinroth 1924—33) gegenüber 21 Tagen beim Haushuhn. Ein Einfluss der Brutzeit auf die Entwicklung der Temperaturregulation erscheint allerdings sehr fraglich, wie später noch näher erörtert werden soll (S. 47). Wohl nimmt bei der Wachtel am Schlüpftage (Fig. 12) die Differenz zwischen der Körper- und der Lufttemperatur bei sinkender Aussentemperatur zu, die Homoiothermie bleibt jedoch nirgends im untersuchten Temperaturbereich gewahrt. Um eine allzu grosse Abkühlung zu verhindern, wartete ich nicht ab, bis sich das zu 21 ° gehörige Niveau der Körpertemperatur eingestellt hatte, sondern setzte den Vogel, nachdem er eine Temperatur von 27,8 ° erreicht hatte, wieder in den

Thermostaten, der eine Temperatur von 28 ° aufwies. Bei den Messungen an einer andern 2tägigen Wachtel zeigte es sich, dass die Temperaturregulation sogar noch schlechter entwickelt war als am Schlüpftage. Ich möchte jedoch dieser zweiten Messung keine grosse Bedeutung zuerkennen, da es scheint, dass sich diese Wachtel nicht normal entwickelt hatte. Sie ging bald darauf ein. Durch die abnormale Entwicklung könnte auch das Zurückgehen der Temperaturregulationsfähigkeit erklärt werden. Weitere Messungen an Wachteln konnten leider nicht mehr ausgeführt werden, da die Aufzucht der zweiten mir zur Verfügung stehenden Wachtel ebenfalls nicht gelang.

Während der Versuche verhielten sich die Wachteln in der Versuchsschachtel oft sehr unruhig (Fig. 12). Sie suchten sich immer wieder aus dem sie bedeckenden Netz zu befreien. Diese Versuchsanordnung, welche die Bewegungsfreiheit des Vogels, wenn auch nicht unterbindet, so doch einschränkt, scheint für den Nestflüchter viel abnormer zu sein als für den ortsgebundenen Nesthocker. Aber auch diese angestrengte Muskelarbeit konnte nicht zu einer Temperatursteigerung führen.

Aus den eben beschriebenen Beobachtungen über das Verhalten der Körpertemperatur bei Nestflüchterjungen geht hervor, dass die neugeborenen Nestflüchter nicht ohne weiteres als Homoiotherme den frischgeschlüpften, poikilothermen Nesthockern gegenübergestellt werden dürfen. Wohl ist die Temperaturregulation bei den Nestflüchtern im Schlüpfmoment viel besser entwickelt als bei den Nesthockern, aber wahrscheinlich nur in ganz seltenen Fällen schon vollkommen. Ich vermute, dass keine unserer einheimischen Nestflüchter beim Ausschlüpfen schon so weitgehend homoiotherm sind, dass sie sich bei den normalen, biologischen Aussentemperaturen ohne Wärmezufuhr von aussen entwickeln könnten. Wer schon frischgeschlüpfte Nestflüchter aufgezogen hat, weiss, wie absolut notwendig das Vorhandensein einer Wärmequelle für das Gedeihen der Kleinen ist.

V. Vergleichende Betrachtung der Entwicklung der Temperaturregulation.

Schon bei der Beschreibung des Werdegangs der Temperaturregulation beim Neuntöter und beim Wendehals wurde versucht, durch die Darstellung ähnlicher Entwicklungsstadien in bezug auf die Temperaturregulation eine Vergleichsbasis mit dem Wellensittich zu schaffen. Dieser Vergleich soll nun noch weiter ausgedehnt und vertieft werden. Die untersuchten Arten eignen sich um so besser für eine solche Betrachtung der Entwicklung der Tempera-

turregulation, als es sich um Vögel der gleichen Grössenordnung handelt. Das mittlere Adultgewicht beträgt beim Wellensittich 36 g, beim Neuntöter 33,4 g (Niethammer 1937) und beim Wendehals 37 g (Sutter 1941).

Wie auch die systematischen Beziehungen zwischen diesen drei Ordnungen beurteilt werden mögen, so besteht doch kein Zweifel über die hohe Entwicklungsstufe der drei untersuchten Gruppen. Den Wendehals möchte ich allerdings nicht einfach als Vertreter der *Picidae* hinstellen, sondern nur als Vertreter der Unterfamilie der *Jynginae,* die sicher primitiver organisiert sind als die *Picinae* (Fürbringer 1888, Sutter 1941).

In Fig. 13 wurde den Kurven der Rektaltemperaturen bei 22 ° Aussentemperatur der drei von mir untersuchten Vogelarten auch noch die von Baldwin und Kendeigh (1932) für *Troglodytes a. aedon* bei der gleichen Lufttemperatur gefundene Kurve der Körpertemperatur hinzugefügt. Für *Troglodytes, Lanius* und *Jynx* kann die Entwicklung der Temperaturregulation in Fig. 13 bis ans Ende der Nestzeit verfolgt werden. Das Ende der Temperaturkurven für diese 3 Arten fällt mit dem Zeitpunkt des Ausfliegens der Nestlinge zusammen. Bei *Melopsittacus* dagegen mit einer mittleren Nestzeit von 37 Tagen (Schwarz) wurde die Kurve nicht bis zum Ausfliegen aufgezeichnet (vgl. Fig. 9 a).

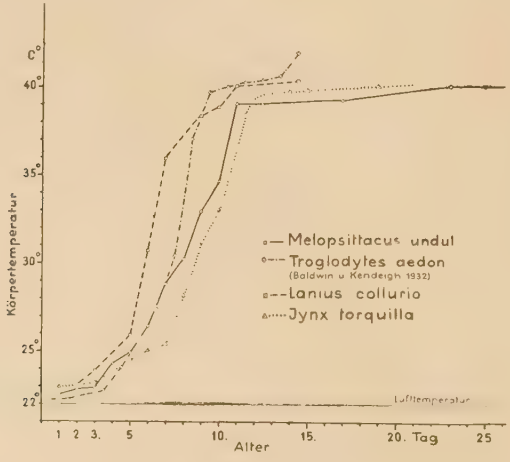

Fig. 13

Entwicklung der Temperaturregulation in der Postembryonalperiode bei 22 ° Aussentemperatur.

Bei der Betrachtung von Fig. 13 fällt die weitgehende Gleichförmigkeit und Gleichzeitigkeit, mit welcher der Anstieg der Körpertemperatur bei den 4 untersuchten Nesthockertypen erfolgt.

besonders auf. Wohl lassen sich gewisse Unterschiede im zeitlichen Ablauf dieser Entwicklung konstatieren, die jedoch nur wenige Tage betragen. Die Entwicklung der Temperaturregulation, die bei *Jynx* am spätesten erfolgt, ist bei diesem ungefähr am 12.—13. Tage abgeschlossen. Bei *Troglodytes* dagegen, dessen Hauptentwicklungsperiode der Temperaturregulation am frühesten ihren Abschluss findet, ist der steile Anstieg am 9.—10. Tag beendet. Der Unterschied in der Entwicklungsgeschwindigkeit beträgt somit im Extrem 3 Tage.

Es wäre naheliegend, zu vermuten, dass diese Unterschiede in irgend einem Zusammenhang mit der Brut- oder Nestzeit stehen. In Fig. 14 sind die Daten für die Brut- und Nestzeit sowie die Hauptentwicklungsperiode der Temperaturregulation bei 22 ° Aussentemperatur graphisch aufgetragen. Diese Darstellung lässt deutlich erkennen, dass zwischen diesen Grössen keine einheitliche Beziehung bei den drei untersuchten Vogelarten besteht.

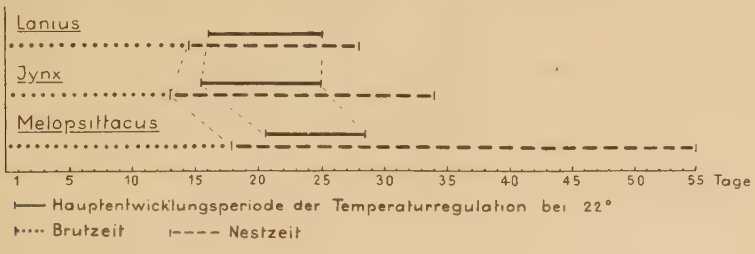

Fig. 14

Wenn wir das Entwicklungsalter der Jungen vom Beginn des Brütens an als Vergleichsgrösse benützen (Fig. 14), so fällt das rasche Zunehmen der Wärmeregulation bei Neuntöter und Wendehals zwischen den 16.—17. und den 26. Entwicklungstag. Bei diesen beiden Formen würden demnach durch die Bestimmung des Gesamtentwicklungsalters die Unterschiede, welche in der Ausbildung der Temperaturregulation auftreten, wenn wir nur die Postembryonalperiode betrachten, fast vollständig ausgeglichen. Beim Wellensittich dagegen tritt der Hauptanstieg in der Körpertemperatur bei 22 ° erst am 22. Entwicklungstag ein. Bei einem solchen Vergleich des Beginns der Hauptentwicklungsperiode der Temperaturregulation in der Gesamtentwicklungszeit fällt die isolierte Stellung des Vertreters der *Psittaci* gegenüber den beiden andern untersuchten Vertretern der *Pici* und der *Passeres* ganz besonders auf. Dieser Befund entspricht den nahen verwandtschaftlichen Beziehungen, die sicher zwischen den *Passeres* und *Pici* herrschen. Das allgemeine Wachstum erfolgt beim Wellensittich viel langsamer als beim Neuntöter und beim Wendehals, beträgt doch die mittlere Nestzeit des Wellensittichs 37 Tage gegenüber 12—15 resp. 21 Tagen

bei den beiden andern Arten. Die Hauptentwicklungsperiode der Temperaturregulation bei 22 ° ist dagegen beim Wellensittich ungefähr auf die gleiche Zeitspanne der Postembryonalperiode zusammengedrängt wie bei den andern hier untersuchten Arten.

Als wichtigstes Ergebnis dieser vergleichenden Betrachtung möchte ich darum nochmals die weitgehende Gleichförmigkeit und Gleichzeitigkeit dieses Entwicklungsvorganges in der Postembryonalperiode bei den Vertretern von 3 hochevoluierten Vogelgruppen hervorheben. Die Hauptentwicklungsperiode der Temperaturregulation bei 22 ° ist beim Neuntöter am 11., beim Wellensittich ebenfalls am 11. und beim Wendehals am 12.—13. Tag des postembryonalen Lebens abgeschlossen.

Während Fig. 13 nur einen Vergleich der Entwicklung der Temperaturregulation bei 22 ° Lufttemperatur erlaubt, kann dieser Vergleich anhand der in Tab. III angegebenen Zahlen noch auf andere Lufttemperaturen ausgedehnt werden, ohne dass sich jedoch das Ergebnis wesentlich ändern würde. Bei den in Tab. III angegebenen Rektaltemperaturen handelt es sich meistens nicht um tatsächlich gemessene Werte, sondern um Temperaturen, die aus den Kurven ermittelt wurden, welche die Veränderlichkeit der Körpertemperatur bei verschiedenen Aussentemperaturen zeigen. Einige Beispiele solcher Kurven wurden in Fig. 9 dargestellt.

Die Tabelle der Rektaltemperaturen lässt nochmals deutlich erkennen, dass die Erhaltung einer annähernd konstanten Körpertemperatur zuerst bei höheren Temperaturen möglich ist, und dass im Verlaufe der postembryonalen Entwicklung der Temperaturbereich, in welchem die Temperaturregulation wirksam ist, nach immer tieferen Temperaturen ausgedehnt wird. Sie zeigt ferner auch die grössere Empfindlichkeit der Wendehalsjungen gegenüber hohen Aussentemperaturen in der späteren Nestlingszeit, die sich in den im Vergleich zu den andern beiden Arten auffallend hohen Rektaltemperaturen bei 34 ° und 37 ° äussert. Die obere kritische Temperatur liegt beim Wendehals um einige Grade tiefer als beim Neuntöter und Wellensittich. Besonders der am 10. Tag bei 34 ° Thermostatentemperatur mit 42,6 ° gemessene Wert der Rektaltemperatur zeigt die mangelhafte Funktion der Temperaturregulation bei hohen Aussentemperaturen deutlich. Zu dieser Messung muss noch bemerkt werden, dass diese hohe Temperatur 45 Minuten nach dem Stecken des Thermoelementes bei fast vollständig ruhigem Verhalten des Versuchstieres erreicht wurde. In dieser Zeit stieg die Rektaltemperatur von 38,3 ° auf 42,6 °, um dann auf dieser Höhe stehen zu bleiben.

Die tabellarische Darstellung der Differenz zwischen der Rektal- und der Aussentemperatur (Tab. III) lässt die Verschiebung

Tabelle III

Alterstag	Art*	Gewicht in Gramm	Gewicht in % des Adultgew.	Rektaltemperaturen bei 22°	25°	28°	31°	34°	37°	Differenz zwischen Rektal- und Lufttemperatur bei: 22°	25°	28°	31°	34°	37°
1.	M.	1,7	4,7	22,5°	25,5°	28,7°	32,2°	35,5°	38,4°	0,5°	0,5°	0,7°	1,2°	**1,5°**	1,4°
	J.	2.0	5,4	23,0°	25,9°	28,9°	32,0°	35,2°	38.1°	1,0°	0,9°	0,9°	1,0°	**1,2°**	1,1°
4.	L.	8,0	24,0	24,9°	28,4°	31,75°	35,4°	38,2°	40,35°	2,9°	3,4°	3,75°	**4,4°**	4,2°	3,35°
	M.	4,8	13,3	24,3°	27,7°	31,75°	35,5°	38,3°	40,2°	2,3°	2,7°	3,75°	**4,5°**	4,3°	3,2°
	J.	6,6	17,8	23,8°	27,2°	30,6°	33,9°	36,6°	39,3°	1,8°	2,2°	2,6°	**2,9°**	2,6°	2,3°
7.	L.	14,2	42,6	35,9°	37,7°	39,1°	40,3°	40,2°	40,3°	**13,9°**	12,7°	11,1°	9,3°	6,2°	3,3°
	M.	9,3	25,8	28,8°	34,1°	37,75°	39,0°	39,85°	41,3°	6,8°	9,1°	**9,75°**	8,0°	5,85°	4,3°
	J.	13,4	36,2	25,4°	29,4°	33,55°	37,2°	40,2°	41,35°	3,4°	4,4°	5,55°	**6,2°**	**6,2°**	4,35°
10.	L.	20,1	60,2	38,8°	38,95°	39,15°	40,0°	40,7°	41.65°	**16,8°**	13,95°	11,15°	9,0°	6,7°	4,65°
	M.	14,9	41,4	34,6°	37,5°	38,6°	39,25°	39,6°	40,9°	**12,6°**	12,5°	10,6°	8,25°	5,6°	3,9°
	J.	21,2	57,3	33,0°	37,1°	39,5°	41,0°	42,6°	42,3°	11,0°	**12,1°**	11,5°	10,0°	8,6°	5,3°
13.	L.	24,6	73,8	40,1°	40,5°	40,7°	40,85°	40,95°		**18,1°**	15,5°	12,7°	9,85°	6,95°	
14.	M.	21,6	60,1	39,0°	39,4°	39,6°	39,8°	39,95°	41,4°	**17,0°**	14,4°	11,6°	8,8°	5,95°	4,4°
	J.	27,2	73,5	39,7°	39,75°	40,25°	40,3°	41,3°		**17,7°**	14,75°	12,25°	9,3°	7,3°	

* L. = Lanius c. collurio M. = Melopsittacus undulatus J. = Jynx t. torquilla

Die in Tabelle III für das Körpergewicht angegebenen Werte sind nicht mit den Gewichten der gemessenen Nestlinge identisch, sondern stellen Mittelwerte dar, die aus einer grösseren Anzahl von Einzelmessungen gewonnen worden waren. Die Angaben für den Neuntöter verdanke ich den Messungen von Herrn Prof. Portmann (unveröffentlicht), diejenigen für den Wellensittich Herrn M. Schwarz (unveröffentlicht), und die Gewichte für den Wendehals entnahm ich der Arbeit von Sutter (1941).

des Maximums dieser Temperaturdifferenz während der postembryonalen Entwicklung nach immer tieferen Lufttemperaturen deutlich erkennen. Der Punkt, in welchem die wärmeregulatorischen Prozesse eine optimale Wirksamkeit besitzen, wird im Verlaufe der Ontogenese nach immer tieferen Temperaturen verschoben. Ich möchte jedoch speziell betonen, dass diese Maxima nicht mit der unteren Grenze des Homoiothermiebereichs identisch sind, wie ein Vergleich mit den Rektaltemperaturen ohne weiteres erkennen lässt. Schon vor dem Erreichen dieses Punktes sinkt die Körpertemperatur beträchtlich ab. Die untere kritische Temperatur liegt demnach oberhalb des Maximums der Differenz zwischen Körper- und Lufttemperatur.

Man ersieht aus dieser Tabelle ferner das Vorauseilen des Neuntöters in der Entwicklung der Temperaturregulation. Am 7. Tag hat bei ihm das Maximum der Temperaturdifferenz schon die untere Grenze des untersuchten Temperaturbereichs erreicht, während dieses Maximum beim Wellensittich und beim Wendehals im gleichen Alter noch bei 28 ° resp. 31 ° — 34 ° liegt. Beim Wellensittich erreicht das Maximum der Temperaturdifferenz am 10. Tag die untere Grenze des untersuchten Temperaturbereichs, während beim Wendehals dies erst zwischen dem 10. und 13.—14. Tag erfolgt. Die Unterschiede in der Entwicklung der Temperaturregulation treten hier viel auffälliger zutage als in Fig. 13. Dies rührt daher, dass das Vorauseilen des Neuntöters in der Mitte der Hauptentwicklungsperiode der Wärmeregulation viel deutlicher ist als am Anfang und am Ende dieser Periode. Ich betrachte indessen den Beginn und den Abschluss dieser Periode als die wesentlichen Merkmale dieses Entwicklungsvorganges, die zu einem Vergleich zwischen den verschiedenen Vogelarten verwendet werden können.

VI. Zum Problem der Faktoren der Homoiothermie.

Die Erhaltung einer konstanten Körpertemperatur wird durch das Zusammenwirken zahlreicher Faktoren ermöglicht. Es dürfte schwer fallen, all die Prozesse aufzuzählen, die durch ihr zweckmässiges Ineinandergreifen die Erlangung des homoiothermen Zustandes möglich machen. Viele von diesen Faktoren sind noch unbekannt, andere in ihrer Bedeutung umstritten. Die zusammenfassende Arbeit von Thauer (1939) gibt einen Ueberblick über die komplexe Wirkungsweise des Mechanismus der Wärmeregulation.

Kendeigh und Baldwin (1928) betrachten 3 Faktoren als besonders wichtig für die Entwicklung der Wärmeregulation:

1. Abnahme des Verhältnisses der äussern Körperoberfläche zur Körpermasse mit zunehmendem Alter.
2. Entwicklung der Federn.

3. Ausbildung und Tätigkeit der Luftsäcke.
4. Zunahme der totalen Wärmeproduktion.
5. Schaffung einer nervösen und hormonalen Kontrolle.

Die Aufgabe dieser Arbeit besteht nicht in einer Abklärung der physiologischen Prozesse, die zur Erhaltung einer konstanten Körpertemperatur führen, sondern lediglich in der Begrenzung der Periode, in welcher diese Entwicklungsvorgänge ablaufen. Diese Diskussion wird sich darum nur auf die wenigen Punkte beschränken, zu denen meine eigenen Beobachtungen faktisch etwas beitragen können.

Veränderung des Verhältnisses der äusseren Körperoberfläche zur Körpermasse.

Die in Tab. III für das Körpergewicht der verschiedenen Altersstufen angegebenen Werte lassen klar erkennen, dass die Entwicklung der Temperaturregulation nicht parallel mit der Gewichtszunahme erfolgt. Aus den Angaben des Nestlingsgewichts in % des Adultgewichts geht hervor, dass das Gewicht beim Wellensittich am langsamsten zunimmt. Die langsamste Entwicklung der Temperaturregulation konnten wir dagegen beim Wendehals konstatieren. Nachdem die rasche Zunahme der Rektaltemperatur bei 22 ° Aussentemperatur beendet ist, beträgt das Körpergewicht beim Wellensittich 46%, beim Neuntöter 64% und beim Wendehals 70% des Adultgewichtes. Trotzdem die Hauptwachstumsperiode beim Wellensittich am 11. Tag noch nicht abgeschlossen ist, steigt die Körpertemperatur nach diesem Zeitpunkt bei 22 ° Aussentemperatur nur noch sehr langsam weiter an. Da sich die Form der Körperoberfläche vor der Ausbildung des Federkleides nur unwesentlich verändert, kann die Verbesserung des Verhältnisses der äusseren, wärmeabgebenden Oberfläche zum Volumen, wie ein Vergleich zwischen der Gewichtszunahme und der Entwicklung der Temperaturregulation deutlich erkennen lässt, nur eine untergeordnete Rolle spielen. Bereits Kendeigh und Baldwin (1928) haben darauf hingewiesen, dass der Verbesserung dieses Verhältnisses höchstens in den ersten Tagen der Postembryonalperiode eine grössere Bedeutung zukommen kann.

Federkleid und Entwicklung der Temperaturregulation.

Mit der Ausbildung eines zusammenhängenden Federkleides wird nicht nur die äussere Form, die für den Wärmeabfluss massgebend ist, verbessert, sondern auch die wärmeisolatorischen Eigenschaften der Körperoberfläche nehmen zu. Meiner Ansicht nach wird jedoch die Bedeutung, die der Entwicklung des Federkleides für die Erlangung der Homoiothermie im allgemeinen beigemessen

wird, überschätzt. Die Messungen an dunenlosen Wellensittichnestlingen haben gezeigt, dass das Dunenkleid als Wärmeschutz zur Erwerbung einer weitgehenden Homoiothermie in einem Temperaturbereich zwischen 22 ° und 34 ° nicht unbedingt notwendig ist.

Die Befunde von Edwards (1824), wonach ein adulter Sperling auch ohne Federkleid befähigt sein soll, seine Temperatur zu halten und zu regulieren, sprechen auch für die Annahme, dass das Federkleid als Faktor zur Erhaltung der Homoiothermie nicht von primärer Bedeutung ist. Baldwin und Kendeigh (1932) konnten die Ergebnisse von Edwards nicht bestätigen. Nach ihren Angaben war ein Haussperling *(Passer d. domesticus L.)*, dem alle Federn abgeschnitten worden waren, nicht imstande, seine Körpertemperatur bei 21,1 ° Lufttemperatur auf der normalen Höhe zu halten. Ob jedoch diese Unfähigkeit der Temperaturregulation ohne Federn nur im akuten Versuch besteht, oder ob im Dauerversuch — bei allmählicher Gewöhnung an die veränderten Wärmeabflussbedingungen und bei genügender Nahrungsaufnahme — die Regulationsfähigkeit erhalten bleiben würde, sei noch dahingestellt. Die Ergebnisse der Temperaturmessungen an dunenlosen Wellensittichnestlingen scheinen mir eher dafür zu sprechen, dass bei langsamer Gewöhnung an den vermehrten Wärmeabfluss eine Temperaturregulation bis zu 21 ° Lufttemperatur möglich sein sollte. Auch aus dem Verlauf der Kurve der Rektaltemperatur bei 22 ° geht hervor, dass die Temperaturregulation schon wirksam zu werden beginnt, bevor das zweite Dunenkleid beim Wellensittich als Wärmeschutz in Betracht fallen kann. Dieses Faktum deutet ebenfalls darauf hin, dass die Ausbildung des Federkleides als Wärmeschutz nicht den primären Grund zur Erlangung der Homoiothermie bilden kann, sondern dass das Gefieder hauptsächlich die Erhaltung der Homoiothermie erleichtert.

Wie beim Neuntöter, so werden auch beim Wendehals die Federn ganz allmählich als Wärmeschutz wirksam. Die photographischen Tafeln von Sutter (1941) vermitteln ein klares Bild von der Entwicklung des Federkleides beim Wendehals. Am 12. Postembryonaltage zeigt die Körpertemperatur schon eine weitgehende Unabhängigkeit von der Aussentemperatur zwischen 21,4 ° und 30 ° (Fig. 8 c), trotzdem das Federkleid als Wärmeschutz noch sehr unvollkommen entwickelt ist. Zu diesem Zeitpunkt ist der Rücken des Nestlings noch nicht vollständig von Federn überdeckt. Anderseits ist die Wachtel, die mit einem vollständig ausgebildeten Dunenkleid ausgestattet das Ei verlässt, trotz dieses vorzüglichen Wärmeschutzes nicht imstande, ihre Körpertemperatur konstant zu halten. Dies sind weitere Beweise dafür, dass die Entwicklung des Federkleides nicht den wesentlichen Faktor für das Entstehen der Homoiothermie darstellen kann.

Ausbildung des Kontrollsystems.

Die Zunahme der Wärmeproduktion pro Gewichtseinheit während der Postembryonalperiode stellt sicher einen der wichtigsten Faktoren der Entwicklung der Temperaturregulation dar. Die Steigerung des Stoffwechsels allein genügt jedoch noch nicht zur Erlangung des homoiothermen Zustandes. Daneben muss auch noch die Möglichkeit einer zweckmässigen Anpassung des Umsatzes an die veränderlichen Umweltsbedingungen vorhanden sein. Während der Postembryonalzeit muss somit bei den Nesthockern ein Regulationssystem geschaffen werden, das die Vorgänge der Wärmeproduktion und der Wärmeabgabe zu einer Einheit verbindet, welche die Erhaltung einer konstanten Körpertemperatur ermöglicht. Wie die Auswirkungen der Unruhe auf die Körpertemperatur bei Wellensittichnestlingen deutlich zeigen, ist auch nach dem Abschluss der Hauptentwicklungsperiode der Temperaturregulation die Koppelung zwischen diesen beiden Prozessen noch nicht vollkommen. Trotz der durch die vermehrte Muskeltätigkeit bedingten Steigerung der Wärmeproduktion ist ein Absinken der Körpertemperatur während einer Unruheperiode möglich bei Aussentemperaturen zwischen 22 ° und 30 °. Die vermehrte Wärmeabgabe muss demnach die gesteigerte Wärmeproduktion übertreffen. Die Regulation von Wärmeproduktion und Wärmeabgabe, die eine Grundbedingung für die Erhaltung des homoiothermen Zustandes darstellt, wird wahrscheinlich erst gegen das Ende der Nestzeit vollständig erreicht.

* *
*

Zum Abschluss dieser Arbeit möchte ich den Entwicklungszustand der Temperaturregulation im Schlüpfmoment kurz diskutieren. Wie wir gesehen haben, sind die untersuchten Vertreter der extremen Nesthocker, wie sie die *Passeres*, *Pici* und *Psittaci* darstellen, nach dem Verlassen des Eis noch vollkommen poikilotherm. Bei den Nestflüchtern dagegen ist die Wärmeregulation zu diesem Zeitpunkt schon ziemlich weit entwickelt. Wie jedoch meine Messungen an Wachteln und die Temperaturangaben von Leichtentritt (1919), Ginglinger und Kayser (1929) für das Hühnchen, sowie die Beobachtungen über die Wärmebedürftigkeit der jungen Nestflüchter zeigen, dürfen die frischgeschlüpften Nestflüchter nicht ohne weiteres als vollständig homoiotherm betrachtet werden. Einzig die *Megapodidae*, welche die extremsten Nestflüchter repräsentieren, denen von Seiten der Eltern in der Postembryonalperiode keinerlei Brutpflege zuteil wird, sind in ihrer Wärmeproduktion soweit selbständig, dass sie sich ohne zusätzliche Wärmezufuhr entwickeln können. Herr Dr. O. Heinroth berichtete mir folgendes über die Wärmebedürftigkeit der jungen Megapo-

diden:[1]) «Die im Zoo Berlin aus den Laubhaufen geschlüpften Talegallas wurden vom Menschen nicht betreut. Sie frassen gleich selbst und baumten abends auf. Künstliche Wärme wurde nicht zugeführt.» Dieser Mitteilung zufolge ist es diesen aus den Tropen stammenden Nestflüchtern auch in unsern Breiten möglich, sich ohne künstliche Wärmezufuhr zu entwickeln. Die Frage, ob die Megapodiden im Moment des Schlüpfens für den Bereich der möglichen Aussentemperaturen schon vollständig homoiotherm sind, bleibt allerdings noch ungelöst. Gesichert erscheint mir einzig ihre geringe Wärmebedürftigkeit. Im übrigen sind meines Wissens keine Temperaturmessungen an jungen Grossfusshühnern ausgeführt worden. Der heutige Stand der Kenntnisse über die Megapodidenentwicklung erlaubt zwei Hypothesen über den Zustand der Wärmeregulation im Schlüpfmoment. Einerseits könnte angenommen werden, dass die Megapodiden, entsprechend ihrem weit fortgeschrittenen Nestflüchterzustande beim Ausschlüpfen für den Bereich ihrer Umgebungstemperaturen schon vollkommen homoiotherm sind. Auch die ausserordentlich lange Brutzeit dieser Vögel scheint mir dafür zu sprechen, dass die Ausbildung der Temperaturregulation schon im Ei stattfindet. Anderseits wäre jedoch auch denkbar, dass sich die Megapodiden, ihrer primitiven Organisationsstufe im Sinne Portmanns (1933, 1936, 1938) entsprechend, zu Beginn der Postembryonalzeit noch annähernd poikilotherm, reptilienähnlich verhalten. Wir müssen auch diese zweite Möglichkeit ins Auge fassen, da bei verschiedenen archaischen Säugerformen (z. B. Monotremata) ein solches halb poikilothermes Verhalten nachgewiesen wurde.

Eine genaue Untersuchung über die Entwicklungshöhe der Temperaturregulation am Schlüpftage bei den verschiedenen Vogelgruppen und eine weitere Verfolgung der Ausbildung der Temperaturregulation in der Postembryonalperiode würde sicher interessante Zusammenhänge aufdecken, die vielleicht zu einer evolutiven Ordnung der verschiedenen Vogelgruppen im Sinne Portmanns (1933) beitragen könnten. Nach der Zusammenstellung der wenigen vorhandenen Temperaturmessungen und einiger Beobachtungen über die Wärmebedürftigkeit der Jungvögel gelangte ich zu der Ansicht, dass in der Entwicklung der Temperaturregulation beim Verlassen des Eis zwischen den extremsten Nestflüchtern und den extremen Nesthockern alle Uebergänge möglich sind. Die Vertreter der von Ginglinger und Kayser (1929) gebildeten intermediären Gruppe, die bei der Geburt eine wohlentwickelte chemische, aber noch keine physikalische Wärmeregulation besitzen, würden demnach nur einen Einzelfall aus der Reihe dieser Uebergänge zwischen den beiden Extremen darstellen.

[1]) Für diese Mitteilung sei hier Herrn Dr. O. Heinroth der wärmste Dank ausgesprochen.

Vorläufig ist jedoch eine solche vergleichende Betrachtung der Entwicklung der Wärmeregulation nur andeutungsweise möglich, da experimentelle Untersuchungen noch fast vollständig fehlen. Vielleicht können indessen diese Fragen und Vermutungen Anregung zu weiteren Untersuchungen geben.

Zusammenfassung.

1. Die Untersuchungen am Wellensittich *(Melopsittacus undulatus)*, am Neuntöter *(Lanius c. collurio)* und am Wendehals *(Jynx t. torquilla)* zeigten, dass in der Entwicklung der Temperaturregulation bei diesen drei Nesthockertypen, die drei verschiedenen Vogelordnungen angehören, nur geringe Unterschiede auftreten. Der Hauptanstieg der Rektaltemperatur bei 22 ° Lufttemperatur erfolgt beim Neuntöter zwischen dem 2. und 11. Tag, beim Wellensittich zwischen dem 3. und 11. Tag und beim Wendehals zwischen dem 3. und 12.—13. Tag der Postembryonalperiode. Die Ausbildung der Wärmeregulation eilt demnach beim Neuntöter etwas voraus, während sie beim Wendehals am langsamsten verläuft. Vor und nach der Hauptentwicklungsperiode der Temperaturregulation ist die Zunahme der Rektaltemperatur bei 22 ° Aussentemperatur nur gering.

2. Die untersuchten Nesthocker sind nach dem Verlassen des Eis noch poikilotherm. Am Schlüpftage liegt die Rektaltemperatur beim Wellensittich nur um 0,55 ° bis 1,6 ° und beim Wendehals 0,9 ° bis 1,2 ° über der Aussentemperatur, in einem Temperaturbereich zwischen 22 ° und 37 °.

3. Die Erhaltung einer konstanten Körpertemperatur ist zuerst nur bei höheren Umgebungstemperaturen möglich. Mit zunehmendem Alter dehnt sich der Temperaturbereich, in welchem der Nestling annähernd homoiotherm ist, nach immer tieferen Lufttemperaturen aus.

4. Die obere Grenze des Homoiothermiebereichs liegt beim adulten Wellensittich wie beim älteren Nestling zwischen 34 ° und 37 ° Umgebungstemperatur bei einer relativen Luftfeuchtigkeit von 70%. Beim Neuntöter scheint die obere kritische Temperatur etwas tiefer zu liegen und beim Wendehals liegt sie sicher um einige Grade tiefer.

5. Ein Zusammenhang zwischen der Entwicklungszeit der Temperaturregulation und der Brut- oder der Nestzeit konnte bei den drei untersuchten Arten nicht konstatiert werden.

6. Messungen an dunenlosen Wellensittichnestlingen haben ergeben, dass diese auch ohne Federkleid vom 14. Tage an zur Entwicklung einer weitgehenden Homoiothermie bei Aussentemperaturen zwischen 22 ° und 34 ° befähigt sind.

7. Die Veränderungen der Körpertemperatur, die durch äusserlich sichtbare Unruhe der Nestlinge hervorgerufen werden, sind von der Aussentemperatur und vom Alter der Nestlinge abhängig. Bis zum 3. Tag kann beim Wellensittich kein Einfluss der Unruhe auf die Körpertemperatur festgestellt werden. Vom 4. Tage an bewirkt unruhiges Verhalten stets eine Steigerung der Rektaltemperatur bei 37 ° Aussentemperatur. Bei Lufttemperaturen unterhalb 30 ° hat Unruhe beim jungen Nestling eine deutliche Senkung der Rektaltemperatur zur Folge. Die Aussentemperatur, bei welcher die äusserlich sichtbare Muskeltätigkeit eine Temperatursteigerung bewirken kann, wird im Laufe der Entwicklung immer niedriger und liegt am Ende der Nestzeit unterhalb 22 °.

8. Versuche mit ganzen Wellensittichbruten zeigten, dass die Nestlinge, deren Temperaturregulation noch nicht vollständig entwickelt ist, die Tendenz haben, sich in der Kälte (22 ° — 28 °) eng zusammenzudrängen. Sie verringern dadurch das Verhältnis ihrer wärmeabgebenden Oberfläche zur Körpermasse und damit auch den Wärmeabfluss nach aussen.

In der Wärme (34 ° — 37 °) löst sich der Knäuel der Jungvögel. Die Nestlinge sitzen einzeln, vergrössern damit das Verhältnis ihrer exponierten äusseren Oberfläche zum Körpervolumen, wodurch eine vermehrte Wärmeabgabe durch die Haut ermöglicht wird, welche die Gefahr einer Ueberhitzung des Körpers vermindert.

9. Mit zunehmender Entwicklung der Temperaturregulation ist auch eine deutliche Veränderung in der Atemtätigkeit bei Wellensittichnestlingen zu beobachten.

Bei hohen Aussentemperaturen (34 ° — 37 °) tritt das Atemsystem in den Dienst der Wärmeregulation zur Verhinderung einer starken Ueberhitzung der Körpertemperatur. Mit dem Eintritt des Hechelns steigt beim Wellensittich die Atemfrequenz auf mehr als das Doppelte der Normalatmung unter den gleichen Aussenbedingungen. Das Auftreten des Hechelns wurde an Wellensittichnestlingen erstmals am 6. Postembryonaltage bei 37 ° Lufttemperatur und 70% relativer Luftfeuchtigkeit beobachtet.

Beim älteren Nestling wie beim adulten Wellensittich durchläuft die Frequenz der Normalatmung zwischen 29 ° und 34 ° Lufttemperatur ein Minimum. Vom 9. Tage an lässt sich beim Absinken der Aussentemperatur von 30 ° auf 22 ° eine deutliche Steigerung der Atemtätigkeit feststellen. Am 5. Tag konnte noch keine Beschleunigung des Atemtempos beim Abkühlen der umgebenden Luft konstatiert werden.

10. Bei der Wachtel *(Coturnix c. coturnix)* ist die Temperaturregulation beim Ausschlüpfen, trotz der Ausbildung eines dichten Dunenkleides noch sehr unvollkommen. Homoiothermie konnte im untersuchten Temperaturbereich zwischen 37 ° und 28 ° nirgends beobachtet werden.

Zitierte Literatur.

Baer M. (1896): Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der Atemwerkzeuge der Vögel. Ztschr. wissensch. Zool. 61, p. 420—498.

Baldwin S. P. und Kendeigh S. Ch. (1932): Physiology of the temperature of birds. Sci. Publ. Cleveland Mus. Nat. Hist. 3, p. 1—196.

Bussmann J. (1941): Beitrag zur Kenntnis der Brutbiologie des Wendehalses. Schweiz. Arch. Ornithol., Bd. 1, p. 467—480.

Edwards F. (1824): Traité de l'influence des agents physiques sur la vie. Paris (zitiert nach Needham).

Fürbringer M. (1888): Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. Amsterdam.

Gardener L. L. (1930): Body temperatures of nestlings. The Auk 47, p. 367—379.

Gessler H. (1928): Die Wärmeregulation des Menschen. Erg. Physiol. 26, p. 185—234.

Giaja J. (1938): La thermorégulation. Paris (zitiert nach Thauer).

Ginglinger und Kayser Ch. (1929): Etablissement de la thermorégulation chez les homéothermes au cours du développement. Ann. Physiol. et Physicochimie Biol. 5, p. 710—758.

— (1929): Développement de la régulation thermique chez les jeunes homéothermes. C. rend. Soc. Biol. 101, p. 711—714.

Groebbels F. (1928): Fortgesetzte Untersuchungen über den Stoffwechsel der Vögel und das Stoffwechselproblem im allgemeinen. Pflügers Arch. 218, p. 98—114.

— (1932): Der Vogel I. Berlin.

Heinroth O. und M. (1924—33): Die Vögel Mitteleuropas. Berlin.

Kendeigh S. Ch. (1934): The role of environment in the live of birds. Ecolog. Monographs 4, p. 299—417.

— (1939): The relation of metabolism to the development of temperature regulation in birds. Journ. Exp. Zool. 82, p. 419—438.

Kendeigh S. Ch. und Baldwin S. P. (1928): Development of temperature control in nestling House Wrens'. The Americ. Naturalist 62, p. 249—278.

Leichtentritt B. (1919): Die Wärmeregulation neugeborener Säugetiere und Vögel. Ztschr. Biol. 69, p. 545—563.

Löer F. (1909): Vergleichend physiolog. Untersuchungen über die normale Rektaltemperatur, Atem- und Pulsfrequenz der Vögel. Inaug.-Diss. Bern.

Needham M. S. (1931): Chemical Embryology. Cambridge.

Niethammer G. (1937): Handbuch der deutschen Vogelkunde, Bd. 1, Leipzig.

Pembrey M. S. (1895): The effect of variations in external temperature upon the output of carbonic acid and the temperature of young animals. Journ. Physiol. 18, p. 363—379.

Pembrey M. S., Gordon W. H. und Warren R. (1895): On the response of the Chick before and after hatching to changes of external temperature. Journ. Physiol. 17, p. 331—348.

Pfleiderer H. (1933): Studien über den Wärmehaushalt des Menschen. Ztschr. exper. Med. 90, p. 245—296.

Pincus, Sterne, Enzmann (1933): The development of temperature regulation in the mouse. Proc. Nat. Acad. Sci. 19, p. 729—733.

Portmann A. (1935): Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem. Acta biotheor. 1, p. 59—90.

— (1936): Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem. Verh. Schweiz. Nat. Ges. Solothurn.

— (1938): Beiträge zur Kenntnis der postempryonalen Entwicklung der Vögel. Rev. Suisse 45, p. 273—348.

Riddle, Nussmann und Benedict (1932): Metabolism during growth in a common pigeon. Am. Journ. Physiol. 101, p. 251—259.

Saalfeld von, E. (1936): Untersuchungen über das Hacheln bei Tauben. Ztschr. vergl. Physiol. 23, p. 727—743.

Schulze F. E. (1910): Ueber die Luftsäcke der Vögel. Verh. VIII. Internat. Zoologenkongr. zu Graz, p. 446—482.

Simpson S. und Galbraith J. J. (1905): An investigation into the diurnal variation of the body temperature of nocturnal and other birds and a few mammals. Journ. Physiol. 33, p. 225—238.

Soum J.-M. (1895): Deuxième note sur les sacs aériens. Soc. Linnéenne Lyon 42, p. 149—161.

Sutter E. (1941): Beitrag zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung des Wendehalses. Schweiz. Arch. Ornithol., Bd. 1, p. 481—508.

Thauer R. (1939): Der Mechanismus der Wärmeregulation. Erg. Physiol. 41, p. 607—805.

Victorow C. (1909): Die kühlende Wirkung der Luftsäcke bei den Vögeln. Pflügers Arch. 126, p. 300—322.

Wetmore A. (1922): A study of the body temperature of birds. Smithsonian Miscellan. Coll. 72, No. 12, p. 1—52.

Curriculum vitae.

Am 15. November 1913 wurde ich, Alfred Böni aus Möhlin, in Rheinfelden als zweiter Sohn des Alfred Böni, Turnlehrer in Rheinfelden, und der Marie geb. Schmid geboren.

Ich trat 1930 in das Mathematisch-Naturwissenschaftliche Gymnasium in Basel ein und bestand daselbst 1933 die Reifeprüfung. In der Folgezeit studierte ich an der Universität Basel. Im Jahre 1939 erwarb ich mir das Basler Mittellehrerdiplom für die Fächer Zoologie-Botanik, Physik und Chemie, und 1941 bestand ich die Fachprüfung für Oberlehrer in Zoologie und Botanik.

Ich besuchte Vorlesungen und Uebungen bei den folgenden Herren Professoren und Dozenten: P. Buchner, F. Bürki, R. Doerr, H. Erlenmeyer, F. Fichter, M. Geiger, R. Geigy, P. Häberlin, A. Hagenbach, E. Handschin, H. Hediger, A. Portmann, H. Rupe, O. Schüepp, G. Senn, W. Vischer, M. Wehrli, H. Zickendraht.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. Portmann, unter dessen Anleitung diese Arbeit an der Zoologischen Anstalt der Universität Basel ausgeführt wurde, möchte ich meinen wärmsten Dank aussprechen für die vielen Anregungen, die mannigfaltigen Unterstützungen und das stets rege Interesse, das er meinen Untersuchungen entgegenbrachte.